

**Beiträge zur Analyse des Männchen-Gesangs
und zur Biologie von Chorthippus montanus
(CHARP.)**

Hermine Kremer

1960

Berichterstatter: 1. Prof.Dr.W.Jacobs
2. Prof.Dr.H.J.Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 30. 11. 1960



<u>Inhalt</u>	Seite
Einleitung	1
Herkunft des Versuchsmaterials und Arbeitsmethode	2
Kurze Beschreibung des Paarungsverhaltens	4
Entwicklung	5
1. Eiablage	5
2. Larvenentwicklung	6
Allgemeines zum Gesang von Chorthippus montanus	10
1. Lautäußerungen der Männchen	10
a) Arten des Gesangs	10
b) Frequenzspektrum und Oszillogramm des Werbegesangs	12
c) Einfluß der Kopulation auf Singbereitschaft und Gesangsform	18
2. Lautäußerungen der Weibchen	20
3. Singbewegungen der Larven	22
Das Singen der Männchen in Abhängigkeit vom Alter	24
1. Spontangesang	24
2. Werbegesang	26
a) Gesang bei Anwesenheit kopulationsbereiter Weibchen	26
b) Gesang bei Anwesenheit kopulationsunwilliger Weibchen	34
3. Rivalengesang	36
Wie beeinflußt der Situationswechsel den Gesang	46
Zusammenfassung	58
Literaturverzeichnis	61



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Beiträge zur Analyse des Männchen-Gesangs
und zur Biologie von Chorthippus montanus (CHARP.)

Während man sich schon frühzeitig mit dem Bau der Organe zur Lauterzeugung und -wahrnehmung bei Saltatorien befaßt hatte (Zusammenfassung bei PROCHNOW 1908), wandte man sich dem Studium der Bedeutung dieser Laute erst später zu. So zeigte REGEN (1913) durch seinen bekannten Versuch, daß man Weibchen der Feldgrille *Liogryllus campestris* L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute eines Männchens anlocken kann und bewies damit die Bedeutung des Gesangs für die Fortpflanzung dieser Art. Später erbrachten die Untersuchungen von FABER (1929b, 1933, 1934, 1937 und 1953) und JACOBS (1953; hier auch weitere Literatur) an Feldheuschrecken (Acrididae), daß auch hier der Gesang für die Fortpflanzung eine entscheidende Rolle spielt. Daß das Studium der Lautäußerungen auch von großem Wert für die Systematik sein kann, zeigte KNEISSL bereits 1900, später dann FABER (1928, 1929a). Dieser trennte die bis dahin unsichere Art *Chorthippus montanus* (CHARP.) endgültig von *Chorthippus parallelus* (ZETT.) = *longicornis* (LATR.) ab, und zwar aufgrund gesanglicher (und morphologischer) Abweichungen (LUX 1957).

Aber selbst innerhalb der Art *Chorthippus montanus* (CHARP.) finden wir beträchtliche individuelle Unterschiede in der Häufigkeit des Gesangs, weniger deutlich ausgeprägt auch in der Silbenzahl pro Vers oder in der Versdauer. PERDECK (1951), BROUGHTON (1952) und LOHER (1956) haben ähnliche individuelle Unterschiede des Gesangs bei anderen Feldheuschrecken festgestellt.

In dieser Arbeit werden die Lautäußerungen von *Chorthippus montanus* (CHARP.) in Abhängigkeit vom Alter der Tiere wie von bestimmten Reizsituationen untersucht; ich möchte schon an dieser Stelle betonen, daß die entsprechenden Versuche stets unter gleichen Außenbedingungen (s.S.2) gemacht wurden.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof.Dr.W.Jacobs, danke ich herzlich für die Überlassung des Themas, sowie für seine ständige Hilfe und sein Interesse am Fortgang der Arbeit. Besonderen Dank schulde ich auch Herrn Prof.Dr.K.v.Frisch für die Möglichkeit, diese Untersuchungen im Zoologischen Institut der Universität München durchzuführen.

Herkunft des Versuchsmaterials und Arbeitsmethode

Die untersuchte Art ist als Imago von Juni bis Ende Oktober auf feuchten, moorigen Wiesen in der Umgebung Münchens häufig anzutreffen. Die Larven, die bereits Ende Mai erscheinen, lassen sich schon in den ersten Stadien nach Gestalt und Färbung als *Ch. montanus* ansprechen; die Aufzucht zur Imago ergab dann noch die gewünschte Kontrolle. Einzelheiten der Entwicklungsdauer und der Größenverhältnisse werden im Kapitel Entwicklung behandelt.

Um möglichst einheitliches Untersuchungsmaterial zu bekommen, fing ich die Tiere nur auf einem eng begrenzten Platz (ca. 80x50 m, Abb.1) im Leutstettener Moor südlich von München. Hier wechseln Schlenken und mit *Carex*- und *Sphagnum*-arten bewachsene Bulten miteinander ab (Abb.2). Innerhalb dieses Gebietes traten die Heuschrecken an einzelnen Stellen gehäuft auf (FABER 1929 und WEIH 1951). Von anderen Acrididen kamen am Fangplatz *Mecostethus grossus* (L.) und in der Übergangszone zu einem etwas erhöht gelegenen Weg *Omocestus viridulus* (L.), *Stenobothrus lineatus* (PANZ.), *Euthystira brachyptera* (OSK.) und *Chorthippus dorsatus* (ZETT.) vor.

Für meine Studien war es notwendig, das Alter der Imagines genau zu kennen. Dazu wurden im Freien gefangene Larven verschiedener Stadien im Labor aufgezogen. Die Tiere befanden sich hier einzeln in Glastuben von 2-3 cm Durchmesser und 10 cm Länge, die mit Watte oder einem durchbohrten Stopfen verschlossen waren, und wurden regelmäßig mit frischen Grashalmen gefüttert. Für einige Untersuchungen wurden auch im Freien geschlüpfte Imagines zum Vergleich herangezogen.

Zur Beobachtung setzte ich die Tiere in einen auf drei Seiten mit Perlonüll bespannten Holzkäfig (10x4x4 cm¹)); auch hier standen ihnen stets einige frische Grashalme als Futter zur Verfügung. Durch Bestrahlung mit einer 300 W-Lampe herrschte im Versuchskästchen stets eine Temperatur von 33° (±2°)C und eine Helligkeit von 7600 Lux (±100; bei senkrechter Exposition der Photozelle); ein während des Versuchs unter das Kästchen geleg-

¹) Diese Größe wurde gewählt, um für die Tonbandaufnahmen einen möglichst günstigen Abstand Mikrophon-singendes Männchen zu erhalten.



Abb.1: Fangplatz von *Ch. montanus* im Leutstettener Moor südlich von München. Im Hintergrund der etwas erhöht gelegene Weg



Abb.2: Schlenke und Bulten am Fangplatz von *Ch. montanus* im Leutstettener Moor südlich von München

tes nasses Filtrierpapier sorgte für eine relative Feuchtigkeit von 60-70%. Zur Aufnahme und Wiedergabe der Gesänge benützte ich meist ein AEG-Magnetophon mit einer Bandgeschwindigkeit von 38 und 19 cm/sec; da es mir nicht immer zur Verfügung stand, mußte ich häufig die Aufzeichnungen allein mit Hilfe einer Stoppuhr durchführen.

Die Versuchsergebnisse wurden, soweit es möglich war, nach PÄTAU (1943) statistisch gesichert; ($P \approx 0,0027$: Differenz gut gesichert; $P = 0,0027 - 0,01$: Differenz schwach gesichert).

Die Untersuchungen erfolgten in den Jahren 1953-1956.

Kurze Beschreibung des Paarungsverhaltens

Die schon erwähnten Arbeiten von FABER (1953) und JACOBS (1953) bringen eine ausführliche Zusammenstellung der bei Feldheuschrecken vorkommenden Verhaltensweisen. Ich möchte hier das Paarungsverhalten von *Ch. montanus* schildern, soweit es für das Verständnis dieser Arbeit notwendig ist:

Voraussetzung für den Ablauf einer normalen Paarung ist, daß das paarungsbereite Männchen suchend umherläuft und dabei einzelne Verse des gewöhnlichen Gesangs hören läßt. Obwohl es nur in Anwesenheit von paarungsbereiten Weibchen zur Kopulation kommt, ist auch die Reaktion der Männchen auf paarungsunwillige Weibchen von Interesse:

1. Paarungsunwillige Weibchen flüchten bereits bei Beginn des gewöhnlichen Gesangs oder verhindern durch charakteristische Abwehrbewegungen (s.S.34) das Aufreiten der Männchen; im letzteren Fall wird das Männchen zu lang andauerndem Werbegesang angeregt.
2. Paarungsbereite Weibchen können, wie das RENNER (1952) für *Euthystira brachyptera* (OCSK.) festgestellt hat, auf verschiedene Weise reagieren:

A k t i v e Weibchen kommen dem singenden Männchen entgegen oder antworten ihm oder tun beides zugleich. Haben sich die Tiere auf eine bestimmte Entfernung genähert, so läßt das Männchen einen oder mehrere Anspringleute (s.S.11) hören, läuft zum Weibchen und reitet auf, worauf es zur Kopulation kommt.

P a s s i v e Weibchen kommen dem Männchen nicht entgegen

und antworten ihm auch nicht; sie werden mehrweniger zufällig entdeckt, angesprungen und begattet.

Die meisten Männchen paarten sich im Alter von 4-12 Tagen¹⁾, doch beobachtete ich noch Kopulationen von 28 Tage alten Tieren. In meinen Versuchen kamen Männchen - für die Weibchen fehlendenentsprechende Versuche - im Laufe ihres Imaginallebens nicht selten 6-8 mal zur Kopulation. So paarte sich z.B. Männchen Nr.28 am 8., 9., 11., 15. (2 Kopulationen!), 18. und 25., Männchen Nr.17 am 6., 7., 8., 10., 15., 18., 21. und 28. Tag nach der Imaginalhäutung. (Männchen Nr.28 hatte in seinem 29 Tage dauernden Leben als Imago an 23 Tagen Gelegenheit zur Kopulation, das 32 Tage lang lebende Männchen Nr.17 an 25.)

Vereinzelt kann es auch vorkommen, daß Männchen zweimal am Tag kopulieren. Der Abstand zwischen zwei derartigen Kopulationen kann verschieden sein: Von 22 Männchen kamen 5 (6-15 Tage alte Tiere) in 34-81 min nach der ersten Kopulation mit einem neuen, paarungsbereiten Weibchen zu einer zweiten Kopulation, die übrigen 17 (4-18 Tage alte Tiere) paarten sich nicht mehr und führten keinen Werbegesang mehr aus, obwohl ich sie 63-317 min lang beobachtete.

Die Dauer der Kopulation beträgt im Mittel 26 min (13-68min) (s.a. JACOBS 1953); sie ändert sich auch nicht für den Fall, daß es zu einer zweiten Paarung am gleichen Tag kommt.

Nach Beendigung der Kopulation trennen sich die Tiere ohne irgendwelche bemerkenswerte Verhaltensweisen.

Entwicklung

1. Eiablage

Die Weibchen bohren ihr Abdomen mit Hilfe der Legeklappen in den Untergrund und legen ein Eipaket mit durchschnittlich sechs Eiern ab. Am natürlichen Standort erfolgt dies in die feuchte Erde zwischen das Wurzelwerk der Carex-Bulten (vgl. WALOFF 1950, JACOBS 1953). Es ergab sich die Frage, ob *Ch. montanus* und *Ch. parallelus* für die Eiablage eine bestimmte Feuchtigkeit des Bo-

¹⁾ Auch im folgenden ist mit der Altersangabe der Tiere stets die Zahl der Tage nach der Imaginalhäutung gemeint.

dens bevorzugen. Dazu trennte ich in einem Sandkästchen (30x14cm) (KENNEDY 1949) durch Zelluloidscheidewände, die mit der Sandoberfläche genau abschlossen, vier Felder (15x7cm) verschiedener Feuchtigkeit (s.Tab.1) voneinander ab. Jedes Weibchen hatte so die Möglichkeit, für die Ablage des Eipakets den Untergrund mit der bevorzugten Feuchtigkeit zu wählen.

Aus Tab.1¹⁾ kann man ersehen, daß *Ch.montanus* verhältnismäßig feuchten Sand für die Ablage bevorzugt. Dieser Befund stimmt gut mit der Tatsache überein, daß diese Art auch im natürlichen Lebensraum ihr Eipaket in feuchten Untergrund ablegt. Die Weibchen des nahe verwandten *Ch.parallelus* dagegen, der fast ausschließlich an trockenen Standorten zu finden ist, wählten im Versuch ebenso häufig trockenen (41 Ablagen bei 4-32%) wie feuchten Sand (44 Ablagen bei 43-100%).

Von 70 der länglich-eiförmigen Eipakete legte *Ch.montanus* alle bis auf zwei mit der Längsachse senkrecht zur Oberfläche ab. Zwischen der Gelegegröße und der Ablagetiefe, wie sie in Tab.2 dargestellt sind, besteht keine Abhängigkeit.

Die Eiablage dauerte in 62 daraufhin beobachteten Fällen im Mittel 23 min (11-38min).

Weibchen vieler Feldheuschrecken zeigen nach der Ablage der Eier eine charakteristische, mit den Hinterbeinen ausgeführte Zukratzbewegung (s.a.JACOBS 1953, LOHER 1959). Diese auffällige Bewegung sieht man bei den Weibchen von *Ch.parallelus* ziemlich oft, bei *Ch.montanus*-Weibchen dagegen nur selten: Während von 87 untersuchten *Ch.parallelus*-Weibchen 74 diese Bewegung ausführten, 13 dagegen nicht, haben von 79 *Ch.montanus*-Weibchen 68 überhaupt nicht gekratzt und die restlichen 11 nur eine Intention dazu gezeigt; es erscheint auch wichtig, daß diese rudimentäre Bewegung z.T. sogar ausgeführt wurde, ohne daß die Hinterbeine die Erde überhaupt berührten.

2.Larvenentwicklung

Um das ganze Jahr hindurch Tiere zur Verfügung zu haben, versuchte ich, die im Labor erhaltenen Gelege zur Entwicklung zu

¹⁾ Alle Tabellen und graphischen Darstellungen beziehen sich, wenn nicht anders vermerkt, auf *Ch.montanus*.

Tab.1: Bevorzugte Bodenfeuchtigkeit (Sand) bei der Eiablage von Ch. montanus und Ch. parallelus

Feuchtigkeit des Sandes in % ¹⁾	Zahl der Ablagen	
	Ch.mont.	Ch.par.
0-4	2	2
4-32	9	41
43-71	48	22
86-100	12	22
Gesamtzahl der Ablagen	71	87

Tab.2: Größe und Ablagetiefe von 70 Gelegen.
Ablagetiefe: Abstand des Gelegeoberrandes von der Erdoberfläche. Maße in cm

Länge der Eipakete	Zahl der Gelege	Ablagetiefe		
		Mittel	Max.	Min.
0,6-0,9	22	0,2	0,5	0,0
1,0-1,3	35	0,2	0,5	0,0
1,4-1,8	13	0,2	0,5	0,0

¹⁾ Als Ausgangs- und Vergleichswert diente durchnässter Sand, der kein weiteres Wasser mehr aufzunehmen vermochte. Die Gewichts Differenz solchen Sandes vor und nach intensivem Trocknen setzte ich gleich 100% Feuchtigkeit.

bringen. Nachdem ich sie mehrere Monate lang bei Zimmertemperatur aufbewahrt hatte, brachte ich einen Teil von ihnen im Januar mit dem Substrat in einen Thermostaten von 29°C , den Rest zur gleichen Zeit verschieden lang (3-54 Tage) in einen Kühlschrank von $+2^{\circ}\text{C}$ bis $+4^{\circ}\text{C}$. Anschließend wurden auch diese Gelege in den oben erwähnten Thermostaten gebracht. Während aus den unter den ersten Bedingungen gehaltenen Gelegen auch nach einem halben Jahr noch kein Tier geschlüpft war, entwickelten sich aus den Gelegen, die der Kälte ausgesetzt waren, bereits im März Larven in verschiedener Zahl. Auch bei *Ch.parallelus*, *Gomphocerus rufus* (L.) und *Mecostethus grossus* (L.) zeigte sich, daß nur Gelege zur Entwicklung kamen, die einer vorherigen Kälteeinwirkung ausgesetzt waren. Diese Ergebnisse sind in Tab.3 zusammengestellt. Die Gelege der untersuchten Acridier entwickeln sich also erst nach vorangegangener Kälteeinwirkung (vgl. WIGGLESWORTH 1950), wobei die Dauer dieser Abkühlung keine Rolle spielt.

Ich hielt die im März geschlüpften Larven in Glasröhren (s.S. 2) bzw. in Aquarien (30x25x25cm). Allerdings gingen die meisten Tiere bereits bei der 1.Häutung zugrunde und nur 3 entwickelten sich zur Imago. Somit waren meine Untersuchungen auf die Sommermonate beschränkt.

Da mir in der Literatur über die Entwicklung der Larven von *Ch.montanus* nichts bekannt geworden ist, möchte ich hier meine Beobachtungen anführen. Wie allgemein bei Feldheuschrecken finden wir auch bei *Ch.montanus* eine vermiforme Larve, die sich unmittelbar nach dem Schlüpfen häutet, und weitere vier Larvenstadien.

Aus Tab.4 ist die durchschnittliche Dauer dieser vier Larvenstadien zu entnehmen. (Wie die Arbeiten von WEIH (1951) und WIESMAIER (1953) zeigen, kann man die einzelnen Larvenstadien leicht an der Länge der Flügelscheiden erkennen.) Leider kann ich die Dauer des ersten Larvenstadiums nicht angeben, da nur Tiere zur Untersuchung kamen, die als erste Larven gefangen worden waren. Bei der Feststellung der Dauer der verschiedenen Larvenstadien erhielt ich 1953 und 1954 unterschiedliche Werte; das ist vermutlich auf die unterschiedlichen Temperaturverhältnisse zurückzuführen, unter denen die Tiere aufgezogen wurden. 1953 hielt ich sie nämlich bei Temperaturen zwischen 20°C und 24°C , 1954 dagegen

Tab.3: Einfluß der Temperatur auf die Gelege von vier verschiedenen Acridiern: Nur bei Einwirkung niedriger Temperatur kommen Larven zum Schlüpfen (s.Text)

	Temperatur	Zahl der Gelege	Zahl der entwickelten Gelege	Zahl der Larven
Chorthippus montanus	+29°C	30	--	--
	+2 bis +4°C	26	16	63
Chorthippus parallelus	+29°C	25	--	--
	+2 bis +4°C	24	7	24
Gomphocerus rufus	+29°C	25	--	--
	+2 bis +4°C	28	14	70
Mecostethus grossus	+29°C	?	--	--
	+2 bis +4°C	6	1	16

Tab.4: Dauer der Larvenstadien (n:Zahl der untersuchten Tiere)

Larvenstadium		1953 (bei 20-24°C)		1954 (bei 16-20°C)	
		Dauer (in Tagen)	n	Dauer (in Tagen)	n
1.	♂	--	--	--	--
	♀	--	--	--	--
2.	♂	5,4 (4-11)	5	6,0	1
	♀	7,0 (6- 8)	3	--	--
3.	♂	9,9 (7-13)	12	10,5 (6-13)	15
	♀	9,9 (8-12)	15	13,1 (9-19)	10
4.	♂	11,8 (8-16)	36	16,8 (7-22)	16
	♀	11,3 (9-14)	33	16,2 (12-21)	18
Imago	♂	18,7 (1-39)	44	13,6 (1-33)	72
	♀	16,0 (1-35)	61	14,6 (1-44)	44

bei 16°C bis 20°C.

Schließlich wurden noch Größenmessungen an den verschiedenen Larvenstadien ausgeführt (s.Tab.5). Die Tiere wurden jeweils am Häutungstag und z.T. ein zweites Mal 2-4 Tage danach gemessen. Es zeigte sich, daß das Wachstum starken individuellen Schwankungen unterworfen ist. Charakteristisch ist aber eine kurzzeitige Wachstumssteigerung nach jeder Häutung.

Die Imagines lebten im Labor etwa zwei bis drei Wochen; mehr als 16 bis 19 Tage alte Tiere waren selten. Summarische Aussagen über das Verhalten dieser Männchen verlieren daher stark an Sicherheit.

Allgemeines zum Gesang von Ch.montanus

Die Gesänge der Feldheuschrecken kommen dadurch zustande, daß die Tiere mit den Hinterschenkeln gegen die Deckflügel streichen. Bei der Unterfamilie der Oedipodinae weist die Innenseite der Hinterschenkel eine scharfe Kante auf, die gegen eine mit zahlreichen Höckern besetzte Schrillader der Deckflügel gerieben wird; bei den übrigen Feldheuschrecken weisen dagegen die Hinterschenkel die mit Höckern besetzte Schrilleiste auf, während sich die Schrillkante auf den Deckflügeln befindet. Der Vollständigkeit halber sei auf die sogenannten Mandibellaute von *Calliptamus italicus* (L.) (FABER 1949, JACOBS 1949a) hingewiesen; diese sind nach FABER (1953) ein wesentliches Merkmal aller Catantopinen. HARZ (1957) hat sie auch für verschiedene Acridinae beschrieben.

Ch.montanus, der zur Unterfamilie der Acridinae gehört, bewegt zur Lauterzeugung die Hinterbeine synchron, wobei die Amplitude dieser Bewegung verschieden groß sein kann. Fast stets kommt der Laut, den man Silbe nennt, bei der Abwärtsbewegung zustande; wird auch bei der Aufwärtsbewegung ein Laut erzeugt, so entstehen sogenannte doppelsilbige Laute.

1.Lautäußerungen der Männchen

a)Arten des Gesangs

Es ist schon lange bekannt (FABER 1928), daß die Männchen der Feldheuschrecken mehrere Gesänge zeigen, die sich in

Tab.5: Größenmessungen an Larven verschiedener Stadien
(n:Zahl der Messungen)

Larven- stadium		Körperlänge (Stirn bis Abdomenende), in mm			
		am Häutungstag	n	2-4 Tage nach dem Häutungstag	n
1.	♂	6,0	1	--	-
	♀	8,0	2	9,0	1
2.	♂	8,1 (7,0- 9,0)	7	8,9 (8,0- 9,5)	7
	♀	8,7 (8,0-10,0)	8	10,1 (9,0-11,0)	4
3.	♂	10,3 (9,0-12,0)	25	11,7 (9,5-13,5)	10
	♀	10,5 (9,0-13,0)	21	11,7 (10,0-12,5)	14
4.	♂	12,5 (11,0-14,0)	36	13,4 (12,5-15,5)	10
	♀	13,8 (12,0-16,5)	26	15,7 (15,5-16,5)	4
Imago	♂	15,7 (15,0-16,0)	22	--	-
	♀	19,0 (17,0-22,0)	15	--	-

Silbenzahl pro Vers und der Geschwindigkeit unterscheiden, mit der die Silben bzw. Verse aufeinanderfolgen.

Den g e w ö h n l i c h e n G e s a n g (gG) lassen die paarungswilligen Männchen hören, wenn kein Weibchen in der Nähe ist; wir können ihn also, da er nicht durch äußere Einflüsse ausgelöst wird, als S p o n t a n g e s a n g (SpG) bezeichnen (Spontanhandlungen s. TINBERGEN 1952). Doch kann man den gewöhnlichen Gesang auch beim Wechselsingen zweier Männchen hören, dann allerdings als reaktiven gewöhnlichen Gesang.

Mit dem R i v a l e n g e s a n g (RG) antworten Männchen auf den Gesang anderer art eigener Männchen.

Den W e r b e g e s a n g (WG) führen die paarungsbereiten Männchen bei Anwesenheit eines Weibchens (der gleichen Art) aus.

Die E i n s i l b e r (ES). Hier kommt es nur zu einer einmaligen Aufabbewegung der Hinterschenkel; die Intervalle zwischen den dabei entstehenden einsilbigen Lauten können sehr kurz sein. Als typische A n s p r i n g l a u t e (AL) lassen sie

die Männchen kurz vor dem Aufreiten auf das Weibchen hören; sie können auch das einzige Zeichen der Werbung darstellen oder werden zwischen den Werbegesang eingeschaltet. Außerdem treten sie auch als *S t ö r u n g s l a u t e* auf, wenn mehrere Tiere dicht beieinander sitzen und sich gegenseitig berühren oder beunruhigen.

Die von den einzelnen Autoren festgestellten Merkmale der Gesänge sind in Tab.6 zusammengefaßt.

Ich habe den Gesang von etwa 880 Männchen untersucht und schließe mich der genannten Einteilung an (vgl. nachfolgende Kapitel), da sie gut die Situation kennzeichnet, in der die einzelnen Gesänge auftreten; in diesem Sinne möchte ich die Begriffe gewöhnlicher Gesang (Spontangesang), Rivalengesang, Werbegesang und Einsilber auch anwenden. Die in Tab.6 abgegrenzten Gesangsarten sind nicht immer klar voneinander zu trennen. Sie zeigen besonders bei langen Beobachtungsreihen Übergänge (Tab.7); so ist z.B. bei Ch.montanus der gewöhnliche Gesang (Spontangesang) vom Werbegesang kaum zu unterscheiden. Die Mittelwerte der Silbenzahl pro Vers liegen beim Spontangesang entweder höher als beim Werbegesang (Männchen Nr. 5, 19, 28 z.T.), niedriger (Männchen Nr. 4, 36) oder sind gleich (Männchen Nr. 28 z.T.). Auch die Mittelwerte der Silbenzahl pro 10sec überschneiden sich stark. Somit werden die unterschiedlichen Angaben für den gewöhnlichen und den Werbegesang von FABER (1953) und JACOBS (1953) verständlich.

b) Frequenzspektrum und Oszillogramm des Werbegesangs

Analysen der Frequenzspektren der Männchengesänge verschiedener Chorthippusarten liegen bereits vor; diese Werte der Frequenzen möchte ich nun durch die Angaben über Ch.montanus - für den Frequenzbereich, der mit den zur Verfügung stehenden Geräten erfaßbar war¹⁾ - erweitern (Tab.8).

Beim Vergleich der Werbegesänge verschiedener Männchen gewinnt man den Eindruck, daß die durchschnittliche Tonhöhe von

¹⁾ Die Frequenzen zwischen 10 000 und 14 000 Hz werden zwar noch aufgenommen, sind jedoch nur mit Vorbehalt auszuwerten, da die Geräte nur für Frequenzen bis zu 10 000 Hz geeicht sind.

Autor (Jahr)	gewöhnlich	Einsilber, Anspringlaut g ES AL
FABER (1929b)	derb und kräftig 11-16 hörbar Vers, davor sichtbare; V 13sec, 3-3,7 sec, 5-7 Ver	leiser Reibelaut derbes dschrätt
WEIH (1951)	11-16 Silben Versdauer 2- 5-7 Verse pr	nicht beschrieben
JACOBS (1953)	15,7 (13-20) Vers, (die e Silben fast geringer Sch tude) Versda (2,7-4,5), 5. sec, Interva (5-14,2)	fast lautlos oder mäßig lauhhaft, oft kleine Amplitude typischer AL, meist große Amplitude ("dschrätt") zuweilen angedeutet dop- pelsilbig, alle Übergänge zwischen lautlosen und typischen AL
FABER (1953)	7-14 oder mehr ben=1Phrase ersten Silbe ser hörbar a unbestimmte 7 Verse pro	vorbereitender AL: einsil- biger oder leicht zweisil- biger leiser Reibelaut mit großer Amplitude (kann al- lein die Werbung bilden) geht meist dem unmittelbaren AL (derb und laut) voraus

Tab.7: Vergleich von Spontan- und Werbegesang (vgl.Text);
n:Anzahl der Verse; für die statistische Auswertung wurde
der Spontangesang mit dem Werbegesang verglichen

♂-Nr.	Alter (Tage)	Mittelwerte der Silbenzahl/Vers (Extremwerte in Klammern)			Mittelwerte der Silbenzahl/10 sec		
		SpG	WG	P	SpG	WG	P
4	8-12	15,1(13-17) n=8	16,2(9-18) n=15	0,2	30,9	43,2	0,07
5	10-13	16,7(12-20) n=9	14,0(11-16) n=9	0,024	34,3	47,5	<0,0002
19	8-9	16,8(16-18) n=6	14,4(11-19) n=22	0,004	48,5	48,5	0
28	15	15,0(11-18) n=9	13,2(11-16) n=6	0,11	36,6	51,9	<0,0002
	22	14,4(12-18) n=20	14,2(12-17) n=31	0,62	35,2	47,8	<0,0002
36	14-16	16,0(14-18) n=42	18,4(16-21) n=33	<0,0002	62,6	53,4	<0,0002

Tab.8: Frequenzspektren des Männchengesangs verschiedener
Chorthippusarten

Autor (Jahr)	Art	Frequenzen in Hz (Gipfel des Frequenz- spektrums in Klammern)
REGEN (1930)	Ch.montanus(CHARP.)	etwa 350 + etwa 820 ¹⁾
PIERCE (1948)	Ch.curtipennis(HARRIS)	8150
LOTTERMOSE (1952)	Ch.biguttulus(L.)	7000
LOHER (1956)	Ch.bicolor(CHARP.)	1500-12000 (5000- 7500)
	Ch.biguttulus(L.)	2000-12000 (5000- 7000)
	Ch.jucundus(FISCH.)	? -11000 (5000- 7000)
eigene Untersuchungen (1958)	Ch.montanus(CHARP.)	700-14000 (5000-10000)

¹⁾ REGEN hat damit sicher nicht alle Frequenzen erfaßt (JACOBS 1953).

Individuum zu Individuum verschieden sein kann. Von drei Tieren, die sich hierin besonders deutlich unterschieden, nahm ich die Verse des Werbegesangs auf Tonband auf und ließ ihr Frequenzspektrum bestimmen ¹⁾. Nach Suchtonanalysen (Abb.4) erzeugte Männchen Nr.a im wesentlichen Frequenzen zwischen 4000 und 10000 Hz; Männchen Nr.b zwischen 6500 und 9500 Hz und Männchen Nr.c zwischen 4500 und 8000 Hz; dabei klingt der Gesang von Männchen Nr.a "dunkel", von Nr.b "hell", während der von Männchen Nr.c etwa dazwischen liegt.

Das Frequenzspektrum gibt uns allerdings nur wenig Aufschluß, eher läßt sich das von den Oszillogrammen ²⁾ der Gesänge der drei Tiere sagen, da sie sich in den Intensitätsschwankungen, in Rhythmus und Dauer unterscheiden. Allgemein ist aus den Oszillogrammen zu ersehen, daß ein Vers aus einer größeren Zahl von Silben (11-15) besteht, wobei jede Silbe wiederum in eine bestimmte Anzahl von Lauten zerfällt. Jede Silbe beginnt mit geringer Intensität, steigt dann auf einen Maximalwert an, um beim letzten Laut nahezu unvermittelt abzubrechen. Im Silbenaufbau zeigen sich individuelle Unterschiede:

Bei Männchen Nr.a benötigt jede Silbe eine gewisse Einschwingzeit, bis sie die maximale Intensität erreicht, wobei die darauffolgenden Laute wieder an Intensität abnehmen. Die Intervalle zwischen den einzelnen Silben sind gering (Abb.5).

Auch bei Männchen Nr.b finden wir diese Einschwingzeit (Abb.5). Wie bei Männchen Nr.a sind die Laute wenig scharf voneinander getrennt, was mit der Art der Hinterschenkelbewegung zusammenhängen dürfte (LOHER 1956).

Das Oszillogramm des Männchens Nr.c zeigt dagegen ein anderes Bild. Hier sind die Intervalle zwischen den einzelnen Silben wie auch zwischen den Einzellaute durchwegs sehr deutlich. Innerhalb einer Silbe erreicht die Intensität sehr rasch ihr Maximum und behält es bis zum Abschluß bei (Abb.5).

¹⁾ Für die Untersuchungen danke ich Herrn Dr.Stüber und seinen Mitarbeitern von der Bundesbahnversuchsanstalt München herzlich.

²⁾ Herrn Dr.W.Loher danke ich für die Aufnahme der Oszillogramme.

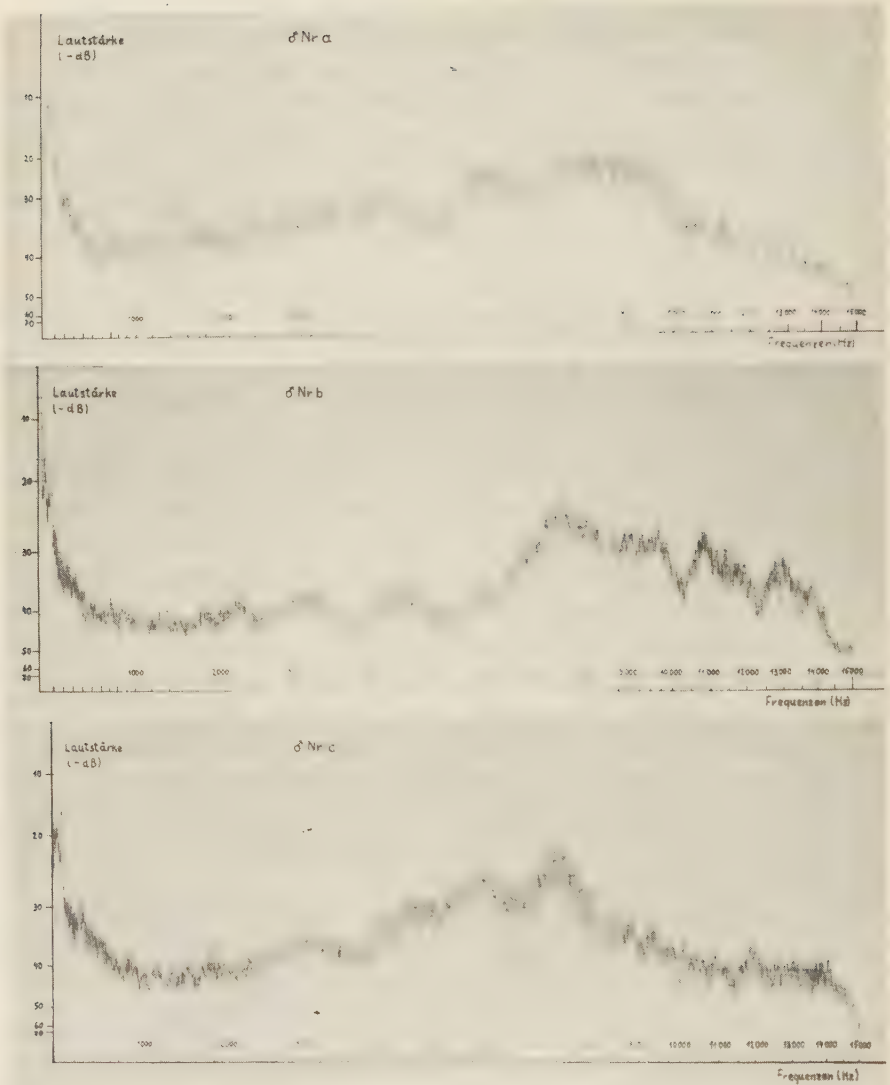


Abb.4: Frequenzspektren von 3 Versen des Werbegesangs verschiedener Männchen

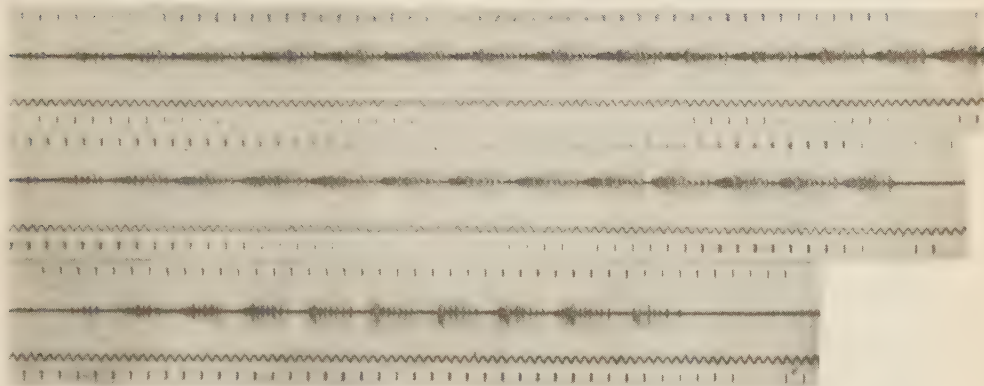


Abb.5: Oszillogramm von 3 Versen des Werbebesangs
verschiedener Männchen (Prüffrequenz 50 Hz)

c)Einfluß der Kopulation auf Singbereitschaft und Gesangsform

Bei Kopulationsbereitschaft beider Partner führt bereits kurze Werbung zur Paarung, ja u.U. fällt jede Werbung aus. Ist dagegen das Weibchen nicht kopulationswillig, kann das Männchen zu längerandauerndem Werbegesang angeregt werden.

In meinen 55 Versuchen erfolgte die Kopulation im Mittel bereits nach 13 (0-97) Versen. In den restlichen der in Abb.6 erwähnten 159 Versuchen kam es zu keiner Kopulation. Es handelt sich um echten Werbegesang, wie die Silbenzahl pro Vers: 14,3 (8,0-22,0) (s.Abb.6), die Versdauer: 3,0sec (1,7-4,4) und die Silbenzahl pro 10sec: 47,7 (47,1-52,4) (s.Abb.6) zeigen. In den 5 Fällen (s.S.5), in denen Männchen am gleichen Tag zweimal zur Paarung kamen, genügten im Mittel bereits 8 (1-24) Verse zur Einleitung der 1.Kopulation, während der 2.Paarung im Durchschnitt nur 1 (0-3) Vers vorausging. Silbenzahl pro Vers, Versdauer und Silbenzahl pro 10sec unterschieden sich nur geringfügig von den oben angeführten Werten.

Nach der Kopulation stellen die Männchen den Werbegesangein (s.S.5). Nur in 2 Fällen ließen Männchen unmittelbar nach der Trennung vom Weibchen noch einige Verse (1 bzw. 6) hören, was auch JACOBS (1953) beobachtete.

In der Regel wird die Paarung durch Anspringlaute eingeleitet, die auf den letzten Vers des Werbegesangs folgen. Solche Einsilber sind auch zwischen die Verse des Werbegesangs eingeschoben. In den erwähnten 55 Versuchen waren im Durchschnitt 10 (0-31) Einsilber vor der Kopulation zu hören. Auch hier ergeben sich individuelle Unterschiede. So kann es auch ohne vorausgehenden Werbegesang zur Paarung kommen, wobei das Männchen aber Anspringlaute hören läßt (s.S.4), oder die Werbung besteht fast nur aus Anspringlauten; dann wieder sind Männchen zu beobachten, die zwischen kleine Versgruppen des Werbegesangs in regelmäßigem Wechsel Einsilbergruppen einschieben. Es ist auffallend, daß die Silbenzahl pro Vers vor, zwischen oder nach diesen Einsilbergruppen geringer als im normalen Werbegesang sein kann (Tab.9). Ausserdem müssen die Einsilber nicht auf den Werbegesang beschränkt sein. Sie sind vereinzelt auch während und nach der Paarung zu hören, dann sind sie allerdings wohl meist als Störungslaute aufzufassen (JACOBS 1953), auch in den Rivalengesang finden sich

Tab.9: Protokollauszug vom 10.8.1954, Männchen Nr.50.
Geringere Silbenzahl pro Vers vor, zwischen und nach
Einsilbergruppen und Abhängigkeit der Intervalldauer
in sec (Iv) zwischen den Versen vom Verhalten der
Weibchen (s.S.34). +: Weibchen antwortet dem Männchen;
/: Einsilber; ↗: Ansprung

Zeit	Sz/Vers	Iv	Zeit	Sz/Vers	Iv	Zeit	Sz/Vers	Iv
9 ⁵⁸	11 +	7,8	10 ⁰⁵	6	1,8	14 ⁰³	13 +	10,6
	12 +	5,2		/	7,2		12 +	6,8
	13 +	5,4		/	9,4		12 +	9,4
	14 +	5,0		/	15,6		14 +	14,6
	13 +	6,0		↗	30,8		12 +	6,4
	12 +	6,6		9	11,8		14 +	5,8
	13 +	6,0		/	40,0		14 +	8,0
	13 +	8,4		14	6,6		12 +	7,8
	13 +	6,6		14	5,4		14 +	9,2
	13 +	6,4		14	5,4		13 +	9,6
	14 +	6,0		14	7,6		14	50,6
	12 +	6,0		13	35,0	14 ⁰⁶	14	32,4
	13 +	18,4		/	3,8		14	14,4
10 ⁰⁰	14 +	6,2		//	16,0		14	19,8
	13 +	5,8		7	12,8		13	12,0
	15 +	5,8		11	27,4		13	65,4
	15 +	9,6	10 ¹⁰	12	74,8		13 +	11,6
	14	5,8		12	8,4		14 +	5,8
	15 +	6,4		14	7,0		14 +	6,0
	13	5,2		12	7,6		13 +	8,0
	15 +	6,0		12	7,4		10 +	7,6
	15 +	11,2		13	8,8	14 ⁰⁹	12 +	6,2
	14 +	6,8		12	7,4		15 +	
	15 +	7,8		14	19,2			
	15 +	6,4		11	21,4			
10 ⁰²	14		10 ¹³	9				

Einsilber eingeschaltet und stellen auch hier Störungslaute dar. Nimmt man bereits werbenden Männchen das Weibchen fort ohne sie zu beunruhigen, so bringen sie häufig weiterhin Einsilber zwischen den Versen des Werbegesangs. Wenn Männchen am gleichen Tag zweimal zur Kopulation kommen, nimmt vor der 2. Paarung nicht nur die Anzahl der Verse (s.o.), sondern auch die Zahl der Anspringlaute ab. Die 5 Männchen brachten vor der 1. Kopulation im Mittel 25 (6-43) Anspringlaute bei durchschnittlich 8 Versen und vor der 2. Paarung im Mittel 17 (0-43) Anspringlaute bei durchschnittlich 1 Vers.

Bei der Durchsicht meiner Versuche hatte ich den Eindruck, daß die Tiere im Herbst häufiger ohne jeglichen Werbegesang zur Kopulation kommen als im Sommer. Von 25 Paarungen, die ich von Mitte September bis Ende Oktober beobachtete, erfolgten 10 (40%) ohne Gesang; bei 15 war der Mittelwert der Verszahl 9 (1-24). Die entsprechenden Werte für die vorausgegangene Zeit von Mitte Juni bis Mitte September lauten: 40 Kopulationen, davon 2 (5%) ohne Gesang, bei den übrigen 38 war das Mittel der Verszahl 17 (1-97).

2. Lautäußerungen der Weibchen

JACOBS (1953) hat eine Zusammenfassung über die bei Heuschrecken-Weibchen vorkommenden Gesänge gegeben. Er beschrieb sie als erster (1949b) für *Ch. montanus*; spätere Hinweise bei FABER (1953). Auch ich konnte den Weibchengesang von *Ch. montanus* ziemlich häufig feststellen.

Im allgemeinen erfolgt er als Antwort auf das Werben der Männchen und ist ein Ausdruck der Paarungsbereitschaft. Daneben kann man ihn - wenn auch selten - von sehr aktiven Weibchen bei Anwesenheit eines nicht singenden Männchens hören. Der Weibchengesang ist für unser Ohr nicht immer lauthaft; manchmal sieht man nur die Schenkelbewegung. In Tab. 10 sind neben meinen eigenen Ergebnissen auch die von JACOBS und FABER zusammengefaßt. Größe und Zahl der Zäpfchen auf der Schrilleiste der Weibchen sind individuellen Schwankungen unterworfen, stets aber kleiner als beim Männchen. Die Annahme, daß Weibchen mit gering ausgebildeter Schrilleiste schlechtere Sängerinnen sind als solche mit gut ausgebildeter, trifft nach JACOBS (1953) nicht zu.

Tab.10: Lautäußerungen der Weibchen; (vgl.Text)

Autor (Jahr)	auslösende Situation	Beschreibung
JACOBS (1953)	1) Antwort auf werben- des Männchen	1-15 Silben/Vers (stark verschieden); 2-3 Silben/ sec, also langsamer als beim Männchen; Schenkel- amplitude verschieden groß, beide Schenkel nicht immer gleich stark ange- hoben; vibrierende Schen- kelbewegung
	2) Einsilber des nahe herangekommenen werbenden oder auf- reitenden Männchens	einmaliges Aufab der Schen- kel, mit größerer Amplitude als beim mehrsilbigen Vers
FABER (1953)	1) Antwort auf werben- des Männchen	"leise Rivalenäußerung", meist Übergänge zum gewöhn- lichen Gesang; gelegentlich mit besonderem Charakter: zögernd-Leiserwerden
	2) Abwehr auf Berüh- rung und Männchen- gesang (innerhalb 10cm)	2-5 Silben/Vers 5-7 Silben/sec
eigene Beobach- tungen	1) in Gegenwart eines nichtsingenden Männchens (3 Weibchen)	3-8 Silben/Vers (Mittelwert 6,1, n=10) 42,5 Silben/10 sec
	2) Antwort auf werben- des Männchen (7 Weibchen)	3-13 Silben/Vers (Mittelwert 8,5, n=44) 42,5 Silben/10 sec; Schenkelvibrieren, wie JACOBS beschrieben, mit ungleich stark angehobenen Schenkeln
	3) Abwehr auf Berüh- rung oder bei ge- ringer Distanz ei- nes werbenden Männchens (5 Weibchen)	einmalige, z.T. lauthafte Aufabbewegung der Schenkel

3. Singbewegungen der Larven

Die postembryonale Entwicklung des Stridulationsorgans verschiedener Acrididae beschrieben schon LANDOIS (1867) und wiederum JACOBS (1953). Danach besitzen bereits die ersten Larvenstadien die Schrilleisten. Da aber die entsprechenden Schrillkanten - auch im letzten Larvenstadium - noch fehlen, kann es bei den Jugendformen nicht zu Lautäußerungen kommen. Die entsprechenden Bewegungen hingegen sind schon ausgebildet. Einen "Larvengesang" beschrieben SMIT und REYNEKE (1940) bei *Locustana pardalina* (WALK.). Er tritt hier bei Larven aller Stadien auf und zwar bei Störungen verschiedenster Art. WEIH (1951) gibt als erster Stridulationsbewegungen der Larven von *Ch. montanus* an. Neben den erwähnten Versen, die durch Störung ausgelöst werden, sah er ein Respondieren der Larven mit erwachsenen Männchen der gleichen Art, solange diese in einem Abstand bis zu 12cm voneinander blieben. Nach WEIH besteht die einzige Stridulationsform aus einem 4- bis 7-silbigen Vers, ähnlich der Übergangsform vom Rivalengesang zu den Kontaktlauten.

Ich habe insgesamt 121 *Ch. montanus* Larven verschiedener Stadien jeweils 30 bis 235 Minuten lang beobachtet. Die Tiere waren entweder isoliert oder mit erwachsenen Männchen, Weibchen oder Larven der gleichen Art zusammen. Da WEIH darauf hingewiesen hat, daß Larven einige Tage vor und nach der Häutung nur ungern "singen", machte ich meine Beobachtungen nur außerhalb dieser kritischen Periode.

Nach den in Tab. 11 zusammengefaßten Versuchsergebnissen finden wir bei den Individuen des 1. und 2. Larvenstadiums unter den gegebenen Reizsituationen nur Putzbewegungen, Schenkelanheben und Schienenschleudern und zwar meist als Reaktion auf Störungen durch einen Partner. Aber im 3. Larvenstadium "singt" bereits (im Gegensatz zu den Weibchen?) etwa ein Viertel der Männchen-Larven Verse mit geringer Silbenzahl (s. auch WEIH 1951, JACOBS 1953). Die Silbenzahl kann im Extremfall etwas höher liegen, als von WEIH angegeben. Da auch die Versdauer beim gleichen Individuum in der gleichen Situation, unabhängig vom Larvenalter, ähnliche Schwankungen wie die Silbenzahl aufweist, ist noch keine Tendenz zur Differenzierung des Gesangs zu erkennen, wie wir ihn bei den Imagines vorfinden.

Tab.11: Reaktion der Larven auf zugesetzte Tiere der gleichen Art; (vgl. Text). N Zahl der Versuche, t Gesamtversuchszeit in min, N⁺ Zahl der Versuche mit Singbewegungen, n Zahl der Verse, Sz Silbenzahl pro Vers, Extremwerte in Klammern, ES Einsilber. Es fällt auf, daß singende Larven pro Versuchszeiteinheit nicht mehr andere Bewegungen machen als stumme

Stadium	N	t	N ⁺	Singbewegungen	anderes Verhalten
1.	1 (1♂)	45	--	keine	1xPutzbewegungen 1xSchenkelanheben 1xSchienenschleudern
	1 (1♀)	30	--	keine	1xPutzbewegungen 1xSchenkelanheben
2.	14 (7♂)	620	--	keine	3xPutzbewegungen 1xSchenkelanheben 1xSchienenschleudern
	--	--	--	--	--
3.	44 (21♂)	2210	11	n = 27 Sz/Vers = 4,2(3-13) ES = 11	18xPutzbewegungen 14xSchenkelanheben 6xSchienenschleudern 3xSchenkelvibrieren 1xKotabschleudern
	8 (5♀♀)	250	1	ES = 10	7xPutzbewegungen 2xSchenkelanheben 1xSchienenschleudern
4.	66 (30♂)	5635	29	n = 96 Sz/Vers = 5,6(2-13) ES = 8	31xPutzbewegungen 19xSchenkelanheben 12xSchienenschleudern 4xSchenkelvibrieren
	21 (9♀♀)	1430	--	keine	9xPutzbewegungen 2xSchenkelanheben 1xSchienenschleudern 2xKotabschleudern

Gelegentlich wurde bei den Männchen-Larven als Abwehr von Kopulationsversuchen oder auch nur bei Berührung durch den Partner Schenkelvibriieren ausgelöst, das einer Singbewegung mit ganz kleiner Amplitude gleichkommt. Auch die typische Stridulationsbewegung war fast nur nach Störungen (taktile oder optische Reize) zu sehen. Ausnahmsweise ließen sich bei einigen Männchen des 4. Larvenstadiums Aufreiten und Kopulationsversuche in Zusammenhang mit Singbewegungen beobachten, welche damit wohl die Bedeutung eines "Werbegesangs" erhalten.

Außer den Reaktionen bei Störung und dem gelegentlichen "Werbegesang" war in den Versuchen nie ein typisches Respondieren oder eine spontane Singbewegung zu erzielen.

Das Singen der Männchen in Abhängigkeit vom Alter

Die Beziehungen zwischen Gesang und Alter des Tieres zu verfolgen, ist schwierig, da die Männchen oft tagelang nicht singen, so daß geschlossene Aufzeichnungsreihen nur selten zu erhalten sind. Trotzdem dürfte das vorliegende Untersuchungsmaterial für eine allgemeine Schlußfolgerung ausreichen.

1. Spontangesang

Der Spontangesang läßt sich im allgemeinen nur im Experiment einwandfrei als solcher ansprechen, da im Freiland schwer festzustellen ist, ob nicht andere Tiere (Männchen, Weibchen oder Larve) das Männchen optisch oder akustisch zum Singen angeregt haben. Um zu verhindern, daß sich die Männchen außerhalb der Versuchszeit hören konnten, mußten sie für diese Untersuchungen isoliert in verschiedenen Räumen gehalten werden.

In Tab.12 sind Silbenzahl pro Vers, Silbenzahl pro 10 sec und Anzahl der Verse des Spontangesangs des Männchens Nr.28 aufgezeichnet. Bei diesem konnte erst am 15.Tag nach der Imaginalhäutung Spontangesang beobachtet werden, weiterhin noch am 22. und 25.Tag. Trotz der spärlichen Lautäußerungen ist deutlich, daß bei keinem der Einzelelemente des Gesangs eine Abhängigkeit vom Alter besteht.

Ein ähnliches Bild ergibt sich, wenn wir den Gesang verschiedener Tiere unterschiedlichen Alters miteinander vergleichen (Tab.13). Hier finden wir am 9.Tag nach der Imaginalhäutung den ersten Spontangesang eines Männchens. Wiederum tritt

Tab.12: Spontangesang des Männchens Nr.28 in Abhängigkeit vom Alter. Gesamtbeobachtungszeit 1030 min. n Zahl der Verse. Zur statistischen Auswertung wurden der 22. und der 25. Tag im Vergleich mit dem 15.Tag herangezogen

Alter (Tag)	Mittelwerte(Min.-Max.) der Silbenzahl/Vers	P	Mittelwerte der Silbenzahl/10sec	P
1-14	kein Spontangesang		kein Spontangesang	
15	15,0 (11-17) n=9		36,6	
22	14,4 (12-18) n=20	0,36	35,2	0,49
25	14,4 (12-16) n=21	0,33	35,8	0,42

Tab.13: Spontangesang in Abhängigkeit vom Alter der Männchen n=Anzahl der Verse. Zur statistischen Auswertung wurden alle Männchen im Vergleich mit Männchen Nr.19 (9.Tag) herangezogen Gesamtbeobachtungszeit 8400 min

♂-Nr.	Alter (Tag)	Mittelwerte(Min.-Max.)	P	Mittelwerte der Silbenzahl/10sec	P
19	9	16,8(16-18) n=6		48,5	
19	11	13,5(12-15) n=2	0,012	42,2	<0,0002
4	12	15,1(13-17) n=8	0,014	30,9	<0,0002
5	13	16,7(12-21) n=9	0,32	34,3	<0,0002
17	14	15,0(14-16) n=3	0,02	40,1	0,0004
36	16	16,0(14-18) n=42	0,22	62,2	<0,0002
25	24	14,2(12-17) n=4	0,03	35,2	0,0002
33	25	12,5(10-14) n=17	<0,0002	44,1	0,026

dieser nur sehr selten auf, ja oft konnte ich ihn beim gleichen Individuum überhaupt nicht oder nur einmal hören. Zugleich sind die individuellen Streuungen der einzelnen Gesangselemente ersichtlich.

2. Werbegesang

Bei der Analyse des Werbegesangs wurde zugleich geprüft, ob die Kopulationsbereitschaft der Weibchen von Einfluß auf die Auslösung und Art des Männchengesangs ist.

a) Gesang bei Anwesenheit kopulationsbereiter Weibchen

78 Männchen setzte ich an möglichst vielen Tagen ihres Imaginallebens mit kopulationswilligen Weibchen zusammen und verzeichnete die Silbenzahl pro Vers, die Versdauer in sec sowie in vielen Fällen auch die Intervalle zwischen den Versen in sec. Aus der Silbenzahl pro Vers und der Versdauer läßt sich dann die Zahl der Silben in 10sec errechnen.

Die Paarungsbereitschaft eines Weibchens ist nicht immer leicht zu erkennen. Sicher kopulationswillig sind alle Weibchen mehrere Stunden bis 1-2 Tage nach der Eiablage (s.a. RENNER 1952). So paarten sich z.B. von 36 Weibchen, die ich in dieser Zeit mit Männchen zusammenbrachte, 20, die anderen 16 antworteten auf Männchen-Verse oder reagierten selbst in Gegenwart nicht singender Männchen mit Gesang und zeigten damit ihre Kopulationsbereitschaft an. Soweit Weibchen auf im Versuch verwendete Männchen nicht antworteten, wurde ihre Paarungswilligkeit durch Zusetzen eines sehr aktiven Männchens geprüft.

Umgekehrt reagierten auch die Männchen sehr verschieden auf die Weibchen. Zum Teil begannen sie schon wenige Minuten nach Zusetzen des Weibchens zu singen; bei manchen jedoch mußte ich eine halbe Stunde und länger warten, und nicht selten waren die Männchen zu keiner Reaktion zu bewegen. Die Singfreudigkeit schwankt also bei den einzelnen Individuen sehr stark (wie auch JACOBS beobachtete).

In Abb. 6 sind die Ergebnisse aller hierüber angestellten Versuche zusammengefaßt. Wir finden bei 1-5 Tage alten Imagines eine deutliche Zunahme der Silbenzahl pro Vers, die etwa vom 6. Tag an mit einem Durchschnitt von 14-16 Silben pro Vers ihr Maximum erreicht. Der Vergleich von 3. mit 6. Tag in der statistischen Auswertung ergab $P=0,00035$ und von 4. mit 6. Tag $P=0,012$. Erst bei mehr als 18 Tage alten Tieren scheint die Silbenzahl pro Vers wieder etwas abzufallen, ohne jedoch die Werte vom 1. bis 4. Tag zu erreichen. Im Gegensatz hierzu läßt sich

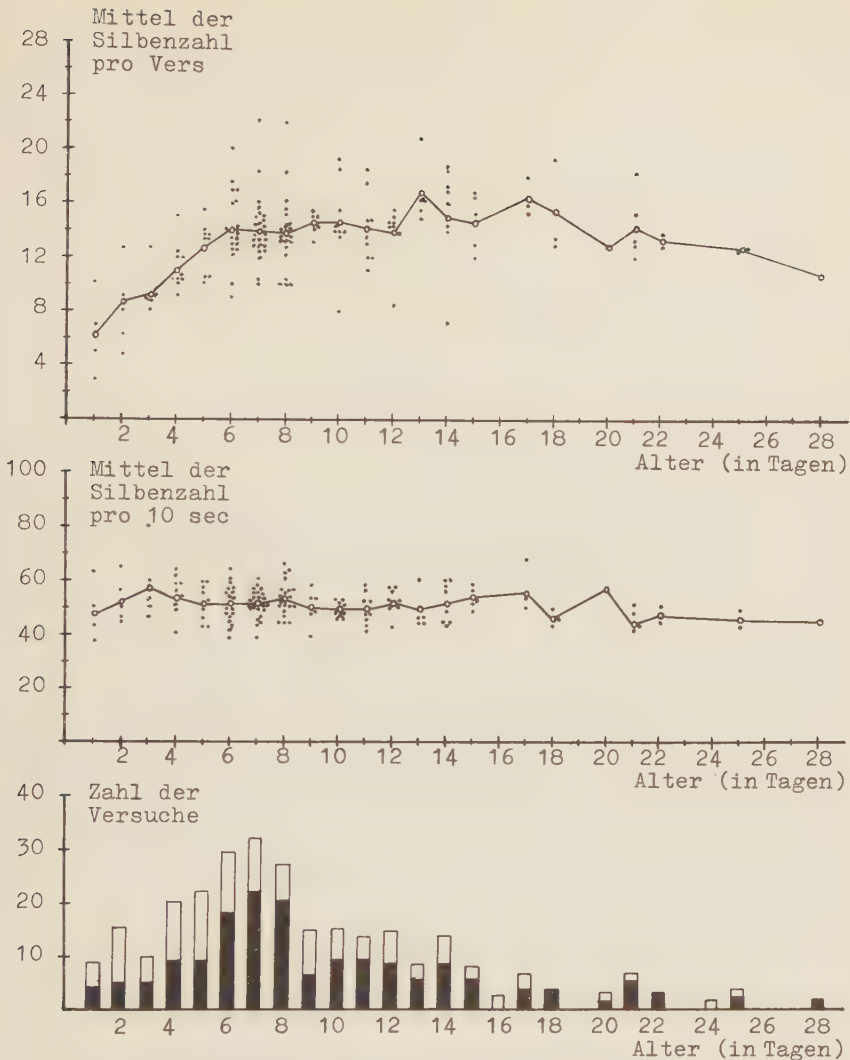


Abb.6: Werbegesang (Mittelwerte der Silbenzahl pro Vers und der Silbenzahl pro 10sec) vor kopulationsbereiten Weibchen in Abhängigkeit vom Alter der Männchen. Die ausgezogenen Linien verbinden die Mittelwerte aller Versuche eines Tages miteinander. In jedem der insgesamt 272 Versuche (78 Männchen) wurden 1 Männchen und 1 Weibchen in einem Käfig zusammengebracht. In der oberen Hälfte der Abb. erscheinen nur die 159 Versuche, in denen die Männchen mit Gesang reagierten. In der unteren Hälfte der Abb. gibt die Gesamthöhe der Balken die Zahl aller Versuche, der schwarz gehaltene Teil die Zahl der Versuche mit Gesang an. Diese Erklärung gilt sinngemäß für die folgende Abb.

keine Abhängigkeit der Silbenzahl pro 10sec vom Lebensalter erkennen (Abb.6). Hier ergab der statistische Vergleich von 3. mit 6. Tag $P=0,23$ und von 4. mit 6. Tag $P=0,35$. Ebenso ist kaum eine Altersbeziehung zur Gesangsaktivität zu ermitteln. Um dafür ein Maß zu bekommen, dividierte ich von allen Männchen gleichen Alters die Summe aller gesungenen Verse durch das Produkt aus Gesamtversuchsdauer in min und Anzahl aller Versuche. Da der erhaltene Wert sehr klein ist, multiplizierte ich noch mit dem Faktor 1000 und erhielt so den Aktivitätsquotienten AQ_n einer Gruppe gleichaltriger Tiere.

$$\text{Aktivitätsquotient } AQ_n = \frac{\text{Verszahl}}{\text{Versuchszeit} \times \text{Versuchszahl}} \times 1000$$

Die Abb.7 zeigt das Ergebnis; vielleicht ist vom 10.Tag an ein geringer Anstieg zu verzeichnen.

Die individuellen Unterschiede des Gesangs der Männchen gegenüber kopulationsbereiten Weibchen sind erheblich. Tab.14 zeigt, daß die Silbenzahl pro Vers mit zunehmendem Alter etwas ansteigen (Männchen Nr.45, 50b), abfallen (37b) oder gleichbleiben kann (17, 28). Die Silbenzahl pro 10sec (Tab.15) zeigt bei den gleichen Individuen eine gewisse Streuung, läßt aber keine Abhängigkeit vom Alter erkennen (vgl.Abb.6). Die Singfreudigkeit, die in Tab.16 im unterschiedlichen Singbeginn, in Tab.17 im Aktivitätsquotienten AQ_E zum Ausdruck kommt, kann jedoch von Tag zu Tag stark schwanken (vgl.Abb.7). AQ_E (Aktivitätsquotient für Einzeltier) entspricht dem oben erwähnten Aktivitätsquotienten AQ_n , nur setzte ich hier statt der Versuchszahl den Singbeginn in min ein.

$$\text{Aktivitätsquotient } AQ_E = \frac{\text{Verszahl}}{\text{Versuchszeit} \times \text{Singbeginn}} \times 1000$$

Von den Versuchstieren wurden nur "gute Sänger" als Beispiel ausgewählt.

Silbenzahl pro Vers und Silbenzahl pro 10sec sind auch wenig abhängig von der jeweiligen Versuchssituation (Männchen vor kopulationsbereiten bzw. kopulationsunwilligen Weibchen), während die Intervalle zwischen den Versen kürzer werden können, wenn ein Weibchen auf Männchengesang antwortet (Tab.9). Dies sei am Beispiel von Männchen Nr.50 gezeigt, das an einem einzigen Versuchstag mit größeren und geringeren Unterbrechungen nahezu 7 1/2 Stunden vor verschiedenen paarungswilligen Weibchen sang.

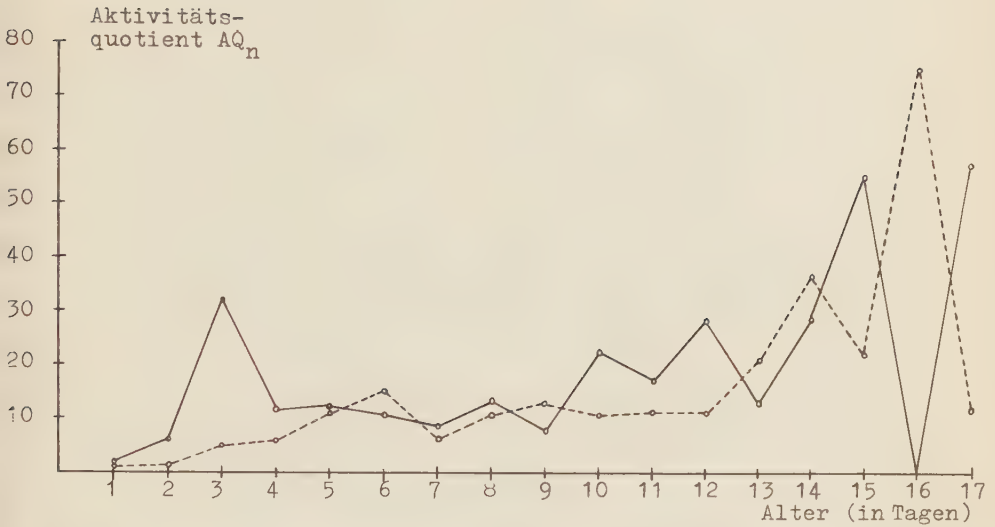


Abb.7: Gesangsaktivität, bezogen auf das Alter der Männchen, vor kopulationsbereiten (—) und kopulationsunwilligen (---) Weibchen. (254 und 313 Versuche mit je 78 Männchen). Erklärung s.S.28.

Tab.14: Werbebesang vor kopulationsbereiten Weibchen
in Abhängigkeit vom Alter der Männchen: Mittelwerte
der Silbenzahl pro Vers, Extremwerte
in Klammern, n=Anzahl der Verse

Alter (Tage)	Nummer der Männchen				
	17	28	37b	45	50b
1.	5,0(-) n=1				
2.	4,8(4-5) n=5			8,1(5-12) n=43	
3.					12,3(3-17) n=204
4.	9,1(8-11) n=22			10,0(5-12) n=61	12,3(11-14) n=22
5.				10,4(7-12) n=8	13,5(6-17) n=167
6.					13,3(10-15) n=56
7.	13,5(11-16) n=25	13,0(12-14) n=5	21,5(8-25) n=34		13,2(10-16) n=58
8.	14,0(13-15) n=4	15,4(13-17) n=21	22,0(20-25) n=7	10,0(9-11) n=4	12,9(6-17) n=200
9.		14,5(10-19) n=13			
10.	13,8(4-19) n=43				
11.		14,8(11-17) n=10		11,3(10-13) n=24	
12.				14,5(14-15) n=8	15,5(14-18) n=7
13.			21,1(19-23) n=13		
14.	13,2(11-15) n=36		17,0(6-22) n=30		
15.		13,0(-) n=1			16,8(8-20) n=16
16.					
17.					16,4(13-22) n=69
18.	13,0(11-15) n=25	14,6(14-17) n=11	19,5(8-27) n=43		
19.					
20.		13,0(12-14) n=3			
21.	13,3(11-15) n=28		18,6(11-27) n=10	14,6(13-17) n=3	
22.		13,4(9-16) n=76			
23.					
24.					
25.	13,1(12-14) n=12	12,8(10-16) n=27			
26.					
27.					
28.	11,0(7-13) n=8				

Tab.15: Werbegesang vor kopulationsbereiten Weibchen in Abhängigkeit vom Alter der Männchen: Mittelwerte der Silbenzahl pro 10 sec, n=Anzahl der Silben

Alter (Tage)	Nummer der Männchen				
	17	28	37b	45	50b
1	35,7 n=5				
2	43,6 n=24			42,6 n=350	
3					58,6 n=2522
4	39,6 n=200			47,6 n=613	56,0 n=235
5				41,6 n=83	58,7 n=2250
6					63,6 n=748
7	56,2 n=339	50,0 n=65	52,4 n=709		57,4 n=769
8	53,8 n=56	57,0 n=325	52,4 n=154	50,0 n=40	53,7 n=2585
9		55,8 n=189			
10	47,6 n=599				
11		49,3 n=148		47,1 n=271	
12				50,0 n=116	50,0 n=109
13			58,6 n=275		
14	42,6 n=476		58,6 n=510		
15		48,1 n=13			60,0 n=269
16					
17					52,9 n=1133
18	43,3 n=325	45,6 n=161	47,6 n=840		
19					
20		43,3 n=39			
21	42,9 n=372		50,3 n=186	46,7 n=44	
22		46,2 n=1020			
23					
24					
25	43,7 n=158	47,4 n=346			
26					
27					
28	45,8 n=88				

Tab.16: Werbegesang vor kopulationsbereiten Weibchen in Abhängigkeit vom Alter der Männchen: Beginn des Werbegesangs (in min) nach Zusetzen des Weibchens, Beobachtungsdauer in min in Klammern

Alter (Tage)	Nummer des Männchens				
	17	28	37b	45	50b
1	8 (180)				-- (60)
2	57 (120)			8 (120)	-- (60)
3	-- (75)				57 (140)
4	4 (35)			19 (45)	6 (120)
5		-- (20)		5 (30)	9 (230)
6					52 (130)
7	1 (20)	10 (35)	7 (45)		19 (75)
8	2 (4)	8 (50)	4 (40)	22 (30)	24 (90)
9		2 (7)			
10	23 (60)				
11		4 (30)	-- (45)	9 (20)	
12				13 (45)	45 (270)
13			5 (30)		
14	1 (20)		9 (60)	-- (25)	
15	3 (5)	10 (45)			8 (70)
16					
17					17 (65)
18	13 (25)	9 (19)	13 (180)		
19					
20		23 (35)			
21	1 (60)		23 (70)	2 (60)	
22		1 (35)			
23					
24					
25	2 (35)	5 (65)			
26					
27					
28	12 (35)				

Tab.17: Werbegesang vor kopulationsbereiten Weibchen in Abhängigkeit vom Alter der Männchen: A k t i v i - t ä t s q u o t i e n t AQ_F (vgl.Text). Leere Spalten bedeuten, daß an dem betreffenden Tag kein Versuch durchgeführt wurde; Striche, daß trotz Versuch kein Gesang zu erzielen war

Alter (Tage)	Nummer des Männchens				
	17	28	37b	45	50b
1	0,7				-
2	0,8			44,8	-
3	-				25,6
4	157,1			71,3	30,6
5		-		53,3	80,7
6					8,3
7	1250,0	14,3	108,0		40,7
8	500,0	52,5	43,7	6,1	92,6
9		928,6			
10	31,2				
11		83,3	-	133,3	
12				13,7	0,6
13			86,7		
14	1800,0		55,6	-	
15	-	2,2			28,6
16					
17					62,4
18	76,9	64,3	18,4		
19					
20		3,7			
21	466,7		6,2	25,0	
22		4342,9			
23					
24					
25	171,4	83,1			
26					
27					
28	19,0				

Wenn die Weibchen auf die Lautäußerungen des Männchens antworteten, betrug die Intervalldauer des Männchengesangs im Mittel 10,2 sec (395 Verse), bei passivem Verhalten der Weibchen jedoch 18,7 sec (316 Verse). Der statistische Vergleich dieser beiden Werte ergab $P < 0,0002$.

b) Gesang bei Anwesenheit kopulationsunwilliger Weibchen

Da Weibchen die ersten drei Tage nach der Imaginalhäutung die Paarung nicht zulassen, habe ich diese Versuche zum Teil mit Tieren dieses Alters durchgeführt. Ferner sind hier alle Fälle mit hinzugefügt, in denen ältere Weibchen ihre mangelnde Kopulationsbereitschaft bei Zusetzen zu Männchen durch entsprechende Reaktionen anzeigten (Flucht, Abwehr durch Schienenschleudern bei Anspringleuten oder Ansprüngen, Herabdrücken des Abdomens zum Boden).

Ich prüfte 78 Männchen an verschiedenen Tagen in ihrem Verhalten gegenüber paarungsunwilligen Weibchen. Auch diesmal ist die Silbenzahl pro Vers in den ersten beiden Tagen des Imaginallebens sehr gering (3-9), sie steigt jedoch am 3. Tag stark an (10-16), nimmt weiterhin geringfügig zu (Maximum etwa um den 8. Tag nach der Imaginalhäutung), um nach dem 15. Tag wieder etwas abzufallen (Abb.8). Wir finden also eine ähnliche Beziehung zum Alter der Männchen wie in der Versuchsanordnung mit kopulationsbereiten Weibchen. Der angedeutete geringere Abstand der Maxima und Minima in der Silbenzahl pro Vers (vgl. Abb.6 mit Abb.8) vom Tag der Imaginalhäutung, kann in den individuellen Streuungen der Differenzierung der Gesänge begründet sein. wiederum zeigt sich keine Abhängigkeit der Silbenzahl pro 10sec vom Alter der Tiere (Abb.8).

Vergleicht man das Verhalten der Männchen vor kopulationsbereiten und paarungsunwilligen Weibchen, so sind, wie Tab.18 zeigt, mit Ausnahme der Reaktionsbereitschaft und der Intervalldauer zwischen den einzelnen Versen keine Unterschiede zu erkennen. Aus Tab.18 ist zu ersehen, daß prozentual mehr Männchen vor paarungsbereiten Weibchen (58%) singen als vor paarungsunwilligen (45%). Die Silbenzahl pro 10sec bzw. 15min und die Verszahl in 15min zeigen dagegen keine Unterschiede. Die Männchen singen vor kopulationsbereiten Weibchen mit kürzeren

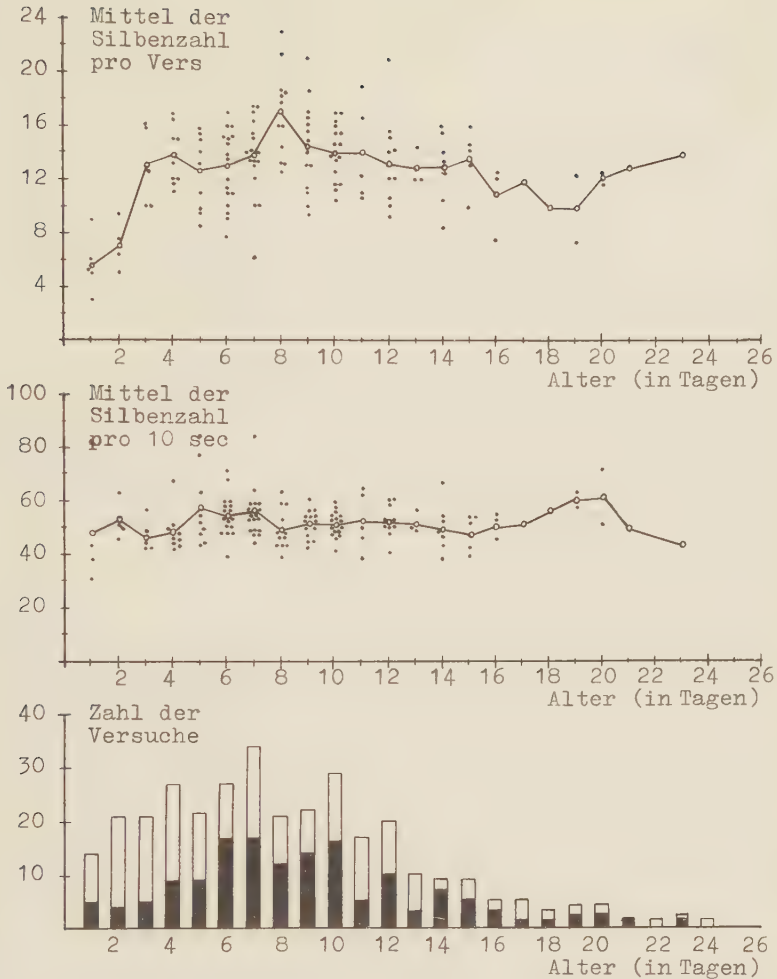


Abb.8: Werbegefang (Mittelwerte der Silbenzahl pro Vers und der Silbenzahl pro 10sec) vor kopulations-unwilligen Weibchen in Abhängigkeit vom Alter der Männchen. Erklärung s. Abb.6, S.27. In den 330 Versuchen (78 Männchen) reagierten die Tiere 149 mal mit Gesang.

Tab.18: Das Verhalten von je 78 Männchen in insgesamt 602 Versuchen a) vor kopulationsbereiten b) vor kopulationsunwilligen Weibchen

Versuchsanordnung	a)	b)	P
Männchen singen	58 %	45 %	
Silbenzahl pro Vers	14,1	13,7	0,32
Silbenzahl pro 10sec	50,8	51,6	0,32
Anzahl der Verse in 15min	6,7 ¹⁾	6,7 ¹⁾	0,82
Anzahl der Silben in 15min	94,2 ²⁾	90,2 ²⁾	0,84
Intervalldauer in sec	8,2	14,6	0,01

Intervallen als vor kopulationsunwilligen; dies gilt vor allem, wenn die paarungsbereiten Weibchen auf den Gesang der Männchen antworten (vgl.S.19, 34). So ist die Intervalldauer zur Kennzeichnung des Erregungszustandes der Männchen geeignet.

3.Rivalengesang

Hierüber hat WEIH (1951) eine ausführliche Arbeit geliefert. Danach beginnt das eine Männchen unter normalen Bedingungen grundsätzlich mit gewöhnlichem Gesang. Das zugesetzte Männchen kann dabei auf den gewöhnlichen Gesang des Versuchsmännchens je nach dem gegenseitigen Abstand verschieden reagieren.

So finden wir nach WEIH bei Entfernungen

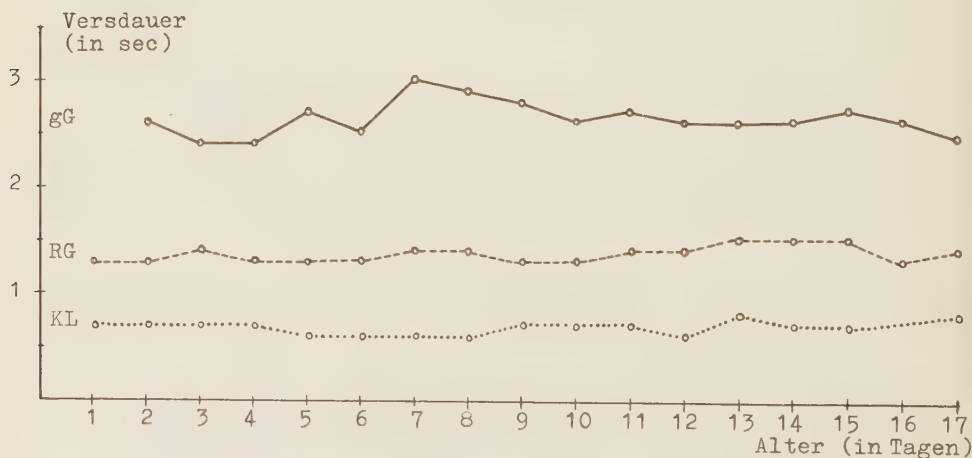
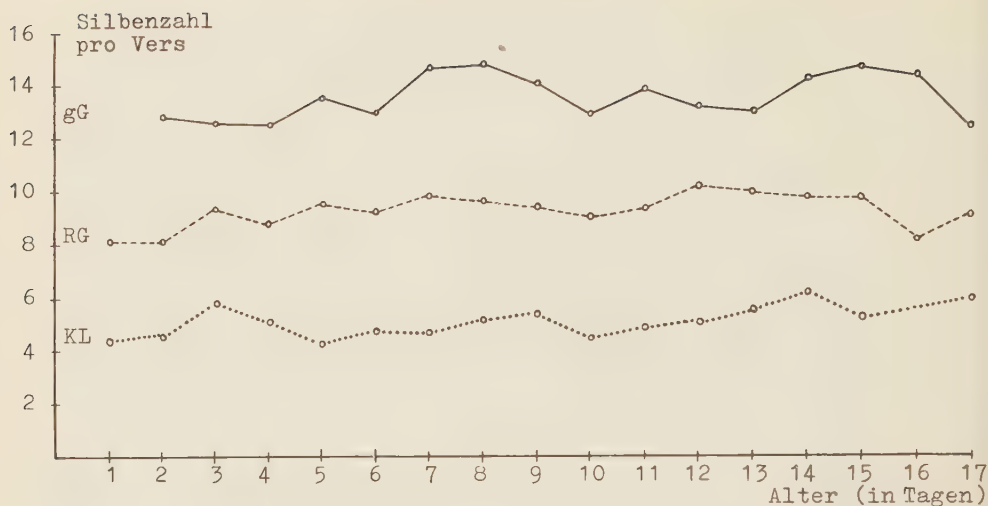
über	60 cm	gewöhnlichen Gesang (gG)	
von	30 - 60 cm	Respondieren	(Resp.)
von	16 - 30 cm	Rivalengesang	(RG)
von	6 - 15 cm	Übergangsform	(Üf)
unter	5 cm	Kontaktlaute	(KL)

Auch in meinen Versuchen antworteten die Männchen erst nach Zusetzen eines singenden Männchens mit Rivalengesang, falls sie

¹⁾ Mittelwert aus a) 3955 Versen b) 3610 Versen
²⁾ Mittelwert aus a) 55616 Silben b) 49495 Silben

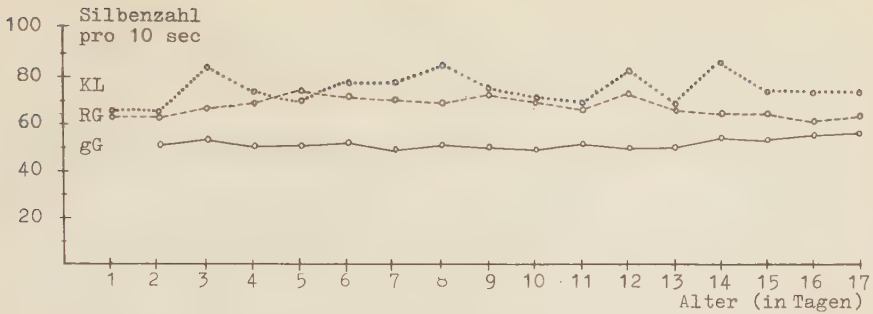
nicht durch zu große Nähe oder Berührung durch den Partner zu Kontaktlauten angeregt wurden. Die von WEIH angegebene Abhängigkeit der Gesangsform von der Entfernung des Partners hat anscheinend nur unter bestimmten Versuchsbedingungen Gültigkeit. WEIH prüfte den reaktiven Gesang zweier Männchen im Freiland oder in großen Käfigen (35x35x15cm). In den von mir verwendeten kleinen Versuchskästchen (s.S.2) konnten sich die Männchen nicht weiter als 10cm voneinander entfernen. So hätten die singenden Tiere nur Kontaktlaute und Übergangsform zum Rivalengesang bringen dürfen. Ich erhielt aber auch die anderen Gesangsformen. WEIH hat den Faktor "Stimmung" der Männchen wohl nicht genügend berücksichtigt. Daher möchte ich in den Rivalengesang auch das von WEIH besonders abgetrennte Respondieren sowie die Übergangsform einbeziehen. Damit lassen sich der gewöhnliche Gesang, der Rivalengesang und die Kontaktlaute nach der Silbenzahl pro Vers, wie der Versdauer in sec deutlich, nach der Silbenzahl pro 10sec weniger scharf voneinander trennen. Das ist aus Abb.9 und Abb.10 ersichtlich, in der die Mittelwerte der verschiedenen Gesangselemente aus einer großen Zahl von Lautäußerungen (5110 Versen) errechnet und in Abhängigkeit vom Lebensalter der Sänger aufgetragen sind. Allerdings können im Einzelfall Silbenzahl pro Vers oder Versdauer in sec von der Norm abweichen. Doch läßt sich die Gesangsform dann meist nach einem der beiden Gesangselemente einordnen. Aus den Abbildungen ist zu ersehen, daß die verschiedenen Gesänge kennzeichnenden Unterschiede in Silbenzahl pro Vers, Versdauer und Silbentempo auch mit zunehmendem Lebensalter der Tiere keinen starken Änderungen unterworfen sind (vgl. auch Abb. 6). Der bezeichnende Anstieg der Silbenzahl pro Vers in den ersten 3 bis 6 Tagen auf Abb.6 und Abb.8 fehlt auf Abb.9. Dies kann wohl in den individuellen Unterschieden der zeitlichen Differenzierung der Gesangsformen und darin, daß beim Rivalenverhalten eine genaue Unterteilung in verschiedene Gesangsformen möglich war, begründet sein; geringere Silbenzahl pro Vers erscheint daher unter Rivalengesang oder Kontaktlauten.

Über die relative Häufigkeit der Reaktionen gibt Abb.11 Auskunft. Unter den oben beschriebenen Versuchsbedingungen (S.37) waren durchschnittlich 60-70% aller Reaktionen Rivalengesang, etwa 20-40% gewöhnlicher Gesang und etwa 10-20% Kon-



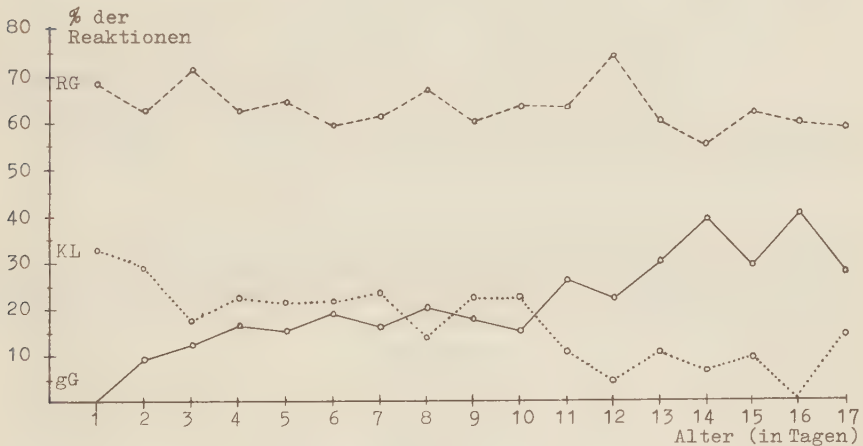
gG:	0	27	50	116	118	293	160	235	236	91	151	23	37	205	39	23	20
RG:	28	69	191	240	218	288	234	126	185	85	110	69	121	121	52	28	96
KL:	20	44	68	111	80	86	46	12	49	15	10	1	2	8	4	0	8

Abb.9: Gewöhnlicher Gesang, Rivalengesang und Kontaktlaute (Mittelwerte der Silbenzahl pro Vers und der Versdauer in sec aller Versuche eines Tages) in Abhängigkeit vom Alter der Männchen. Die Zahlen unter der Abszisse geben an, aus wieviel Einzelwerten sich die Mittelwerte der Kurven jeweils zusammensetzen.



gG: 0 27 50 116 118 293 160 235 236 91 151 23 37 205 39 23 20
 RG: 28 69 191 240 218 288 234 126 185 85 110 69 121 121 52 28 96
 KL: 20 44 68 111 80 86 46 12 49 15 10 1 2 8 4 0 8

Abb. 10: Gewöhnlicher Gesang, Rivalengesang und Kontaktlaute (Mittelwerte der Silbenzahl pro 10sec aller Versuche eines Tages) in Abhängigkeit vom Alter der Männchen. Die Zahlen unter der Abszisse geben an, aus wieviel Einzelwerten sich die Mittelwerte der Kurven jeweils zusammensetzen.



RG: 17 28 54 69 56 63 56 37 43 28 33 17 12 18 13 9 13
 KL: 8 13 14 25 19 23 22 7 16 10 5 1 2 2 2 0 3
 gG: 0 4 9 18 13 20 15 11 13 7 14 5 6 13 6 6 6

Abb. 11: Relative Häufigkeit der Reaktionen von gewöhnlichem Gesang (gG), Rivalengesang (RG) und Kontaktlauten (KL). Die Zahlen unter der Abszisse geben an, wie oft alle Tiere zusammen an einem Tag mit gewöhnlichem Gesang, Rivalengesang und Kontaktlauten reagierten. Dabei wurden beide Männchen berücksichtigt.

taktlaute. Nach der von WEIH gefundenen Abhängigkeit der Gesangsform vom Abstand der beiden Partner zueinander, müssen wir unter anderen Versuchsbedingungen unter Umständen mit davon abweichenden Verhältnissen rechnen.

Immerhin deutet sich hier bei gleichbleibender Versuchsanstellung eine Altersbeziehung an. So kann, besonders auf Kosten der Kontaktlaute, die Zahl der mit gewöhnlichem Gesang antwortenden Tiere bei zunehmendem Lebensalter ansteigen. Der statistische Vergleich des gewöhnlichen Gesangs vom 1. bis 10.Tag mit 11. bis 17.Tag ergibt $P 0,0002$; der der Kontaktlaute, ebenfalls vom 1. bis 10.Tag mit 11. bis 17.Tag, $P 0,0002$. Ebenso ist $P 0,0002$ beim Vergleich von gewöhnlichem Gesang mit den Kontaktlauten (11. bis 17.Tag).

Berechnet man wieder den Aktivitätsquotienten AQ_n (s.S.28) für die einzelnen Gesangsformen, so ergibt sich trotz starker individueller Schwankungen bei älteren Tieren eine deutliche Aktivitätssteigerung (Abb.12); dies gilt für den gewöhnlichen (—) und den Rivalengesang (---). Die Zunahme wird noch klarer, wenn wir alle drei Gesangsformen (-·-·-) zusammenfassen, obwohl die Kontaktlaute immer seltener werden.

Auch in den Versuchen über Rivalenverhalten ergeben sich starke individuelle Unterschiede. Unter den vielen Möglichkeiten möchte ich folgende vier herausgreifen:

Gesang des 1.Männchens (=Vorsänger)	Antwort des 2.Männchens (=Rivale)	Abbildung
gG, Resp.	gG, Resp.	13
gG, Resp. RG	gG	14
gG, Resp.	Üf, KL	15
RG, Üf, KI	RG, Üf, KL	16

Die Tiere können also in der Rivalensituation sehr verschieden aufeinander reagieren; genaue Angaben bringen die Abb.13-16. Um die Gesangsform zu kennzeichnen, habe ich einen Index eingeführt, worunter ich das Produkt aus Silbenzahl pro Vers mal Versdauer in sec verstehe.

Ein Index von:

- 3- 5 entspricht den Kontaktlauten
- 6- 8 entspricht der Übergangsform
- 9-12 entspricht dem Rivalengesang
- 18-23 entspricht dem Respondieren
- größer als 27 entspricht dem gewöhnlichen Gesang

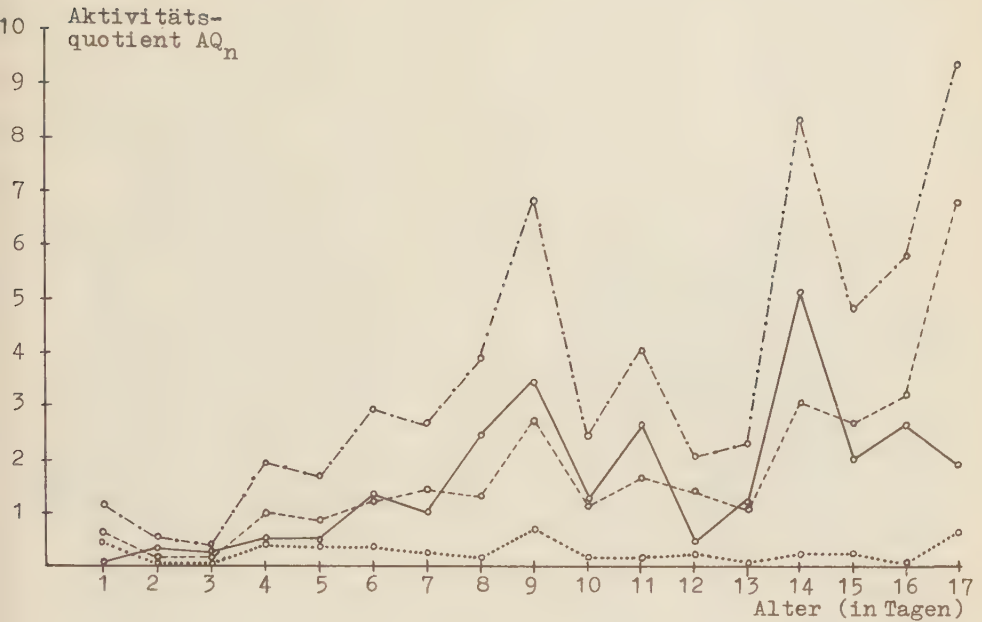


Abb.12: Gesangsaktivität, bezogen auf das Alter der Männchen, vor einem anderen Männchen. (—) gewöhnlicher Gesang, (---) Rivalengesang, (...) Kontaktlaute, (-.-.) Summe der drei Kurven. Die Werte sind das Ergebnis von 387 Versuchen mit 88 Männchen.

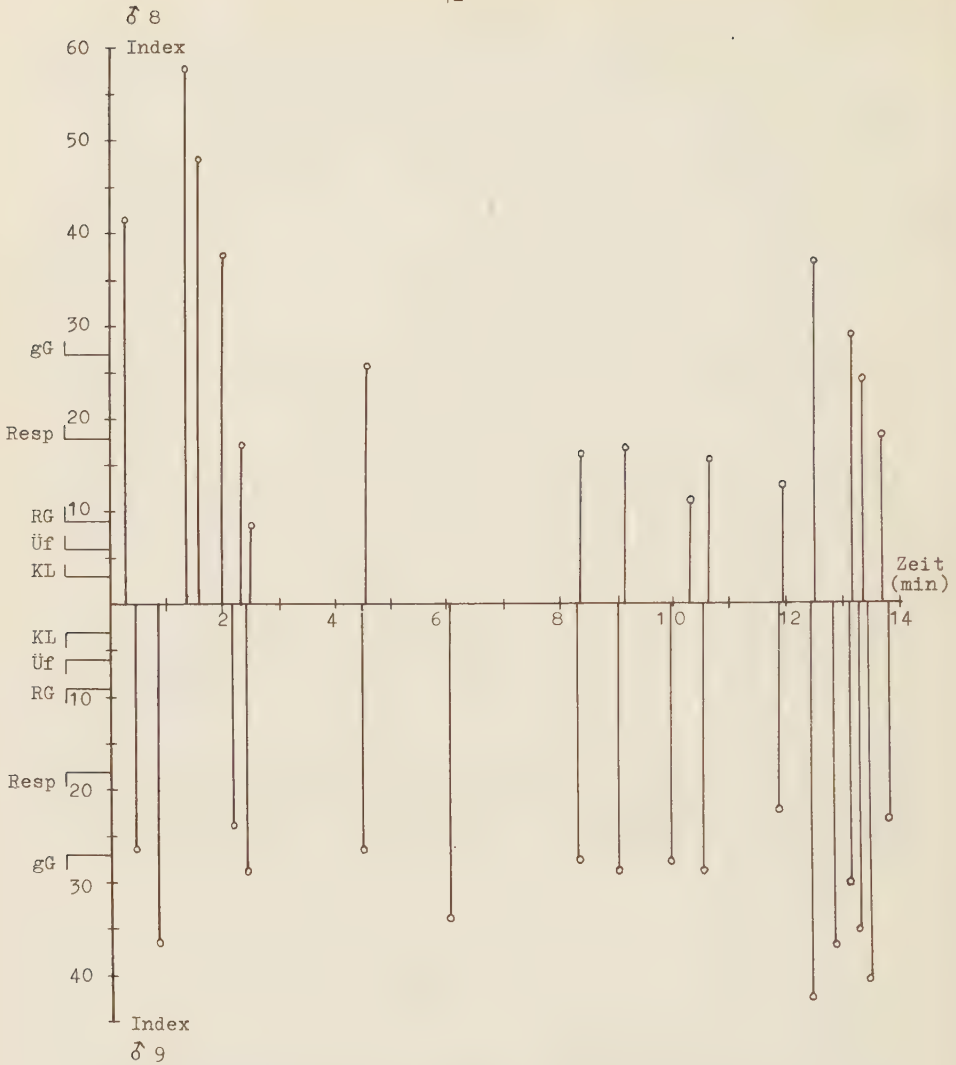


Abb.13: Rivalenverhalten von Männchen Nr.8(14.Tag) und Männchen Nr.9(14.Tag) am 5.9.56 (14,45-14,59 Uhr); Näheres vgl.Text.

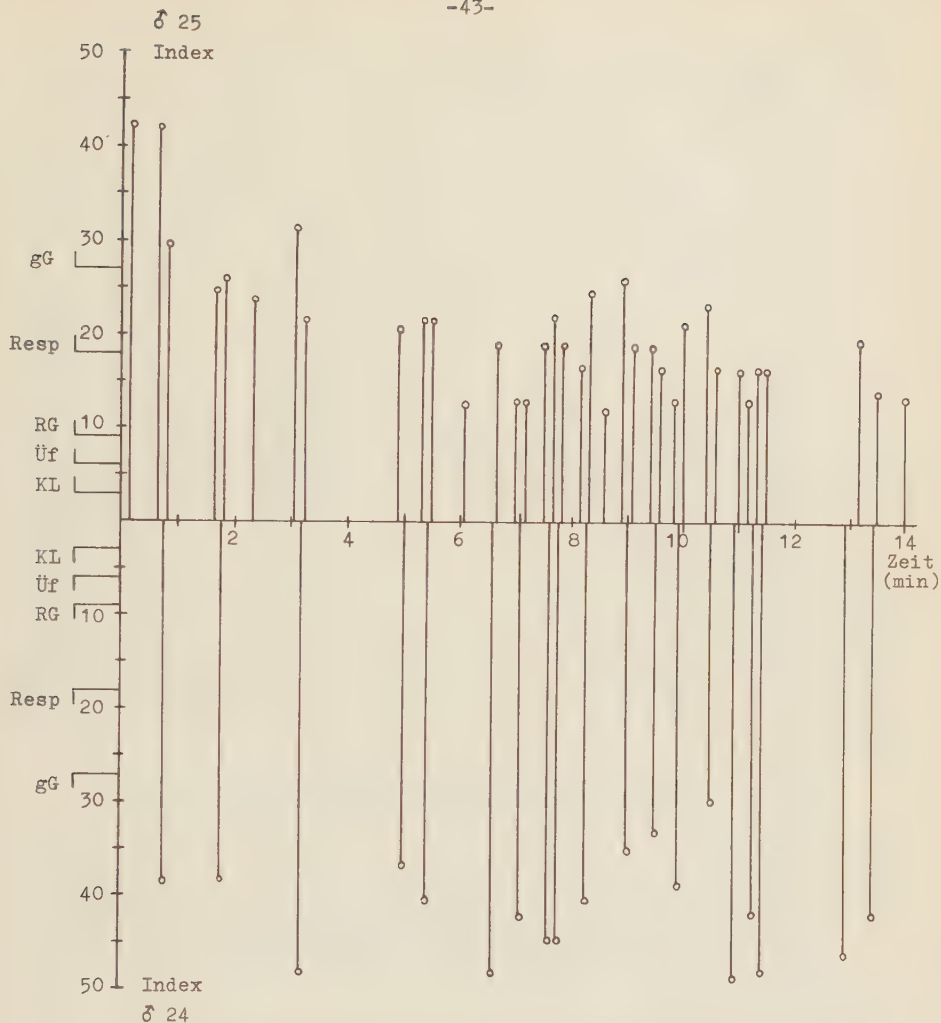


Abb.14: Rivalenverhalten von Männchen Nr.25(18.Tag) und Männchen Nr.24(19.Tag) am 20.10.53 (15,21-15,35 Uhr); Näheres vgl.Text.

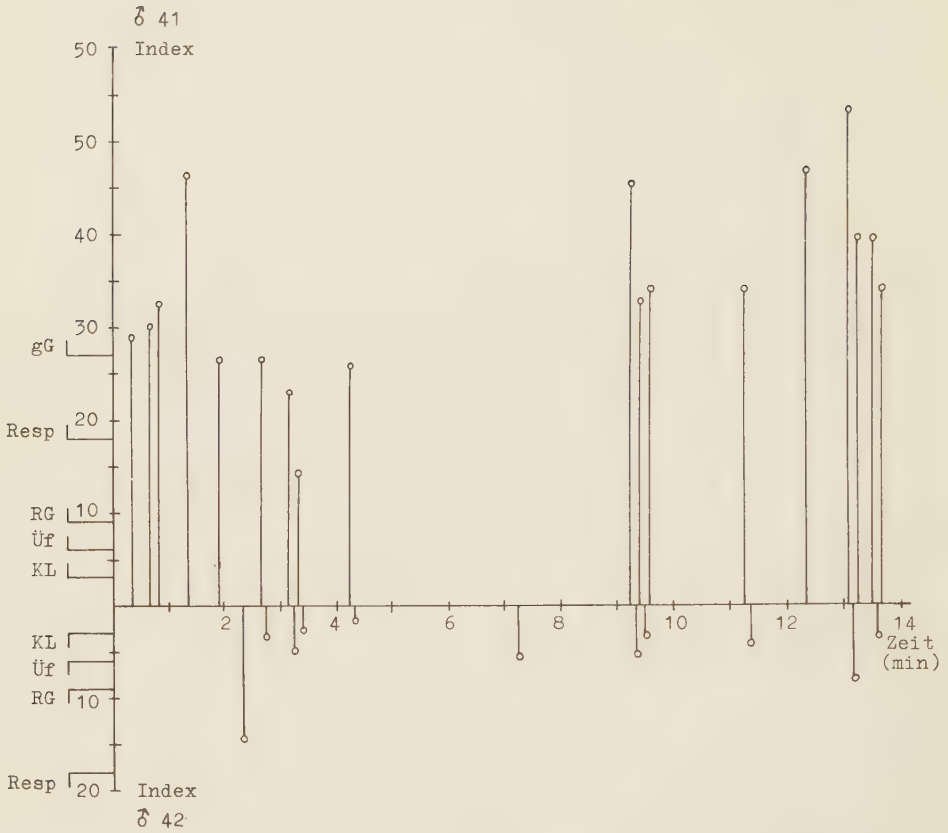


Abb.15: Rivalenverhalten von Männchen Nr.41(8.Tag) und Männchen Nr.42(6.Tag) am 14.9.55.(19,27-19,41 Uhr); Näheres vgl.Text.

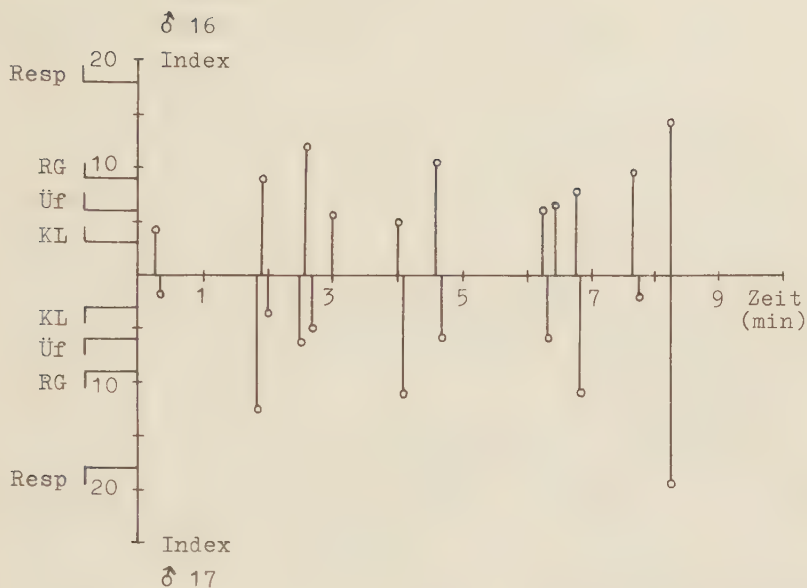


Abb.16: Rivalenverhalten von Männchen Nr.16(4.Tag) und Männchen Nr.17(3.Tag) am 26.8.55 (17,11-17,20 Uhr); Näheres vgl.Text.

Die hier angegebenen Indexbereiche der einzelnen Gesangsformen sind Mittelwerte aus einer großen Zahl von Versuchen (Abb.9). Im Einzelversuch streuen die Indices aus Silbenzahl pro Vers mal Versdauer in sec jedoch beträchtlich stärker, so daß die Zuordnung zu einer der Gesangsformen im Zweifelsfall nur aufgrund einer der beiden Größen (entweder Silbenzahl pro Vers oder Versdauer) möglich ist.

Abb.13 zeigt einen Fall, in dem beide Männchen ungefähr die gleiche Gesangsform bringen. Männchen Nr.8 und Nr.9 singen zunächst mit gewöhnlichem Gesang, hierbei beginnt Nr.8. Nach vier Versen von Nr.8 reagiert Nr.9 mit Respondieren, auf das Nr.8 mit Rivalengesang antwortet. Von jetzt ab bleibt Nr.9 der "Vorsänger" und läßt gewöhnlichen Gesang und Respondieren hören, worauf Nr.8 mit Rivalengesang, gewöhnlichem Gesang und Respondieren antwortet. In diesem wie auch in vielen anderen Fällen wechselt der Vorsänger.

In Abb.14 beginnt Männchen Nr.25 mit gewöhnlichem Gesang, bringt aber in Gegenwart eines zweiten singenden Männchens in der Regel Rivalengesang oder Respondieren. Nr.24 bleibt während der gesamten Versuchsfolge bei gewöhnlichem Gesang. In diesem Beispiel reagiert Männchen Nr.25 auch dann mit Rivalengesang, wenn es selbst Vorsänger ist.

Häufig antwortet ein Männchen auf den gewöhnlichen Gesang und das Respondieren des Vorsängers nicht mit dem erwarteten Rivalengesang, sondern bringt nur Kontaktlaute oder die Übergangsform; einen solchen Fall zeigt Abb.15.

Im Beispiel der Abb.16 reagieren beide Männchen mit Rivalengesang, Übergangsform oder Kontaktlauten aufeinander; gewöhnlicher Gesang fehlt, obwohl bei Männchen Nr.17 der gewöhnliche Gesang bereits ausgebildet ist, wie ein Versuch vor einem Weibchen am selben Tag zeigt. Von Männchen Nr.16 habe ich erst am 5.Tag eine Beobachtung vor einem Weibchen; der gewöhnliche Gesang war hier voll ausgebildet.

Wie beeinflußt der Situationswechsel den Gesang?

Bislang befanden sich die Männchen zum Teil über mehrere Stunden stets unter gleichen Versuchsbedingungen (Männchen allein, Männchen + Weibchen, Männchen + Männchen). Wie aber

verhalten sich die Tiere, wenn man durch Hinzufügen oder Wegnehmen von Partnern fortlaufend neue Versuchssituationen schafft? Folgende vier Situationen standen zur Wahl:

Männchen + Weibchen	(Versuchssituation 1)
Männchen allein	(Versuchssituation 2)
Männchen + Männchen	(Versuchssituation 3)
Männchen + Männchen + Weibchen	(Versuchssituation 4)

Nimmt man einem Männchen, das vor einem Weibchen wirbt, die Partnerin fort, so singt es häufig noch weiter. In Abb.17 habe ich die Versuche mit einem solchen Situationswechsel zusammengefaßt. Ich berücksichtigte nur die Tiere, die bis zur Wegnahme des Weibchens (Männchen + Weibchen — Männchen allein) gesungen haben. In 69 Versuchen machten die Männchen 40 mal (58%) unmittelbar danach weiter Werbegesang, 7 mal (10%) begannen sie erst innerhalb der folgenden 5 min; in den restlichen 22 Fällen (32%) war kein Gesang mehr zu hören, obwohl ich die Tiere 11-119 min lang überwachte. Die Beobachtungszeit nach Situationswechsel betrug mindestens 11 min. In 7 Fällen unterbrach ich den Versuch während des Singens, in allen übrigen beobachtete ich 2-40 min länger als die Männchen sangen.

Aus dem Diagramm (Abb.17) ist deutlich zu ersehen, daß die Werbegesangsstimmung nach Entfernen des Weibchens noch nachwirkt. Erst nach 11 min ist die Zahl der Versuche mit Werbegesang auf die Hälfte gesunken.

Im einzelnen kann das Gesangsverhalten nach Versuchswechsel verschieden aussehen. Ich habe versucht, das in Abb.18-27 darzustellen.

Zur Erklärung dieser graphischen Protokollauszüge sei folgendes vorausgeschickt: Auf der Abszisse ist die Zeit in min nach Versuchsbeginn angegeben, auf der Ordinate über dem Nullpunkt der Mittelwert für eine min des auf S.40 erwähnten Index (=Silbenzahl pro Vers mal Versdauer in sec), der ein Maß für die Art des Gesangs darstellt. Diese wird noch durch folgende Symbole hervorgehoben:  gewöhnlicher Gesang,  Respondieren,  Rivalengesang,  Übergangsform,  Kontaktlaute. Die Werte unter dem Ordinatennullpunkt zeigen die Verszahl pro min und sind damit ein Maß für die Singfreudigkeit der Männchen. Die Zahlen neben den kurzen senkrechten Strichen 21 geben die Anzahl der gebrachten Einsilber an; der schräg nach oben gerichtete



Abb.17: Nachwirken der Werbegesangsstimmung nach Wegnehmen des Weibchens, dargestellt an der Zahl der Versuche, in denen noch Werbegesang auftritt. (Zahl der Männchen vor Situationswechsel 20, danach 18. Näheres vgl.Text.)

Pfeil (↗) symbolisiert einen Anspruch auf ein Weibchen, der nach unten gerichtete (↘) einen solchen auf ein Männchen. Die Anwesenheit der Versuchstiere wird durch die waagerechten Linien über der Abszisse dargestellt.

Betrachten wir die linke Hälfte der Abb.18, so können wir nach Situationswechsel nur einen ganz geringen Abfall des Index und der Verszahl pro min feststellen. Die entsprechenden Mittelwerte vor und nach Situationswechsel lauten 48,9 bzw. 3,6 und 46,4 bzw. 3,1; die Zahl der Einsilber allerdings nimmt von 13 auf 52 zu.

Abb.19 zeigt nach Entfernen des Weibchens eine starke Zunahme des Index von 25,4 auf 50,3, während die Verszahl pro min von 5,7 auf 3,9, die Zahl der Einsilber von 23 auf 4 abfällt.

In Abb.20 ist ein Fall dargestellt, in dem der Index vor und nach Situationswechsel gleichbleibt (Mittelwerte 56,4 bzw. 56,7); die Verszahl pro min nimmt dagegen stark ab (Mittelwerte 3,6 bzw. 1,5), dafür nimmt die Zahl der Einsilber von 9 auf 40 zu.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Männchen auch nach Entfernen des Weibchens Werbegesang hören lassen, dessen Intensität sich jedoch von der vorangehenden Situation unterscheiden kann.

Wie steht es mit dem Nachwirken des Rivalengesangs? Diese Frage wäre dadurch zu prüfen gewesen, daß ich einem rivalisierenden Männchen den Partner wegnahm. Hierbei ergaben sich aber bei *Ch.montanus* unüberwindliche Schwierigkeiten. Im Gegensatz zum Werbegesang tritt nämlich bei dieser Art der Rivalengesang nur in größeren Intervallen auf (vgl.Abb.7 und Abb.12). Da ein Männchen sich durch ein anderes nur schwer zu Rivalengesang anregen läßt, ist es von vorneherein nicht wahrscheinlich, daß es nach Entfernen des Partners weiter rivalisiert; der Grund liegt in erster Linie in der Tatsache, daß die Männchen in der Rivalensituation häufig nicht mit Rivalengesang sondern mit gewöhnlichem Gesang reagieren (vgl.Abb.19 und Abb.20, rechte Hälfte). Lassen sich die Männchen aber durch den Partner zu Respondieren oder Rivalengesang anregen, so sind die folgenden Verse oft schon wieder dem gewöhnlichen Gesang zuzurechnen. Dies spricht nicht für ein starkes Nachwirken des Rivalengesangs (vgl.Abb.21, Abb.23, linke Hälfte).

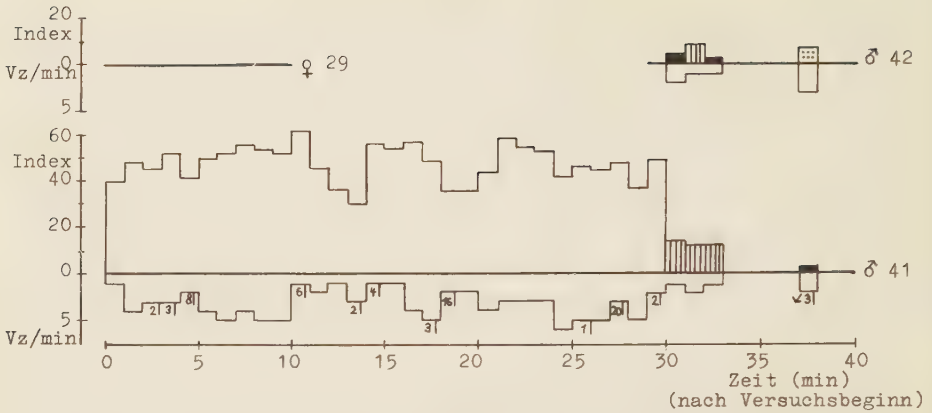


Abb.18: Gesang des Männchens Nr.41 (13 Tage alt) bei Wechsel der Versuchssituation (Männchen+Weibchen— Männchen allein— Männchen+Männchen) am 13.9.56 (17,35-18,15 Uhr). Erklärung s.S.47,49

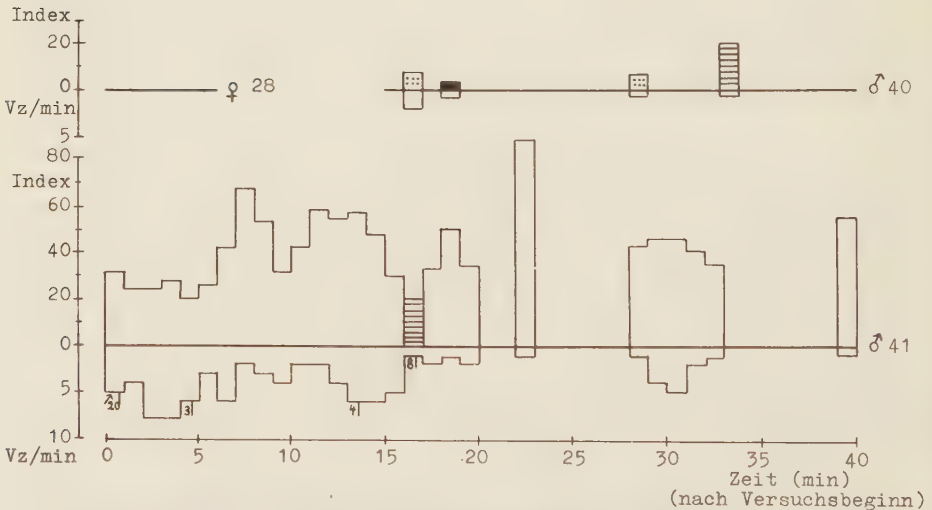


Abb.19: Gesang des Männchens Nr.41(12 Tage alt) bei Wechsel der Versuchssituation (Männchen+Weibchen— Männchen allein— Männchen+Männchen) am 12.9.56 (20,48-21,28 Uhr). Erklärung s.S.47,49

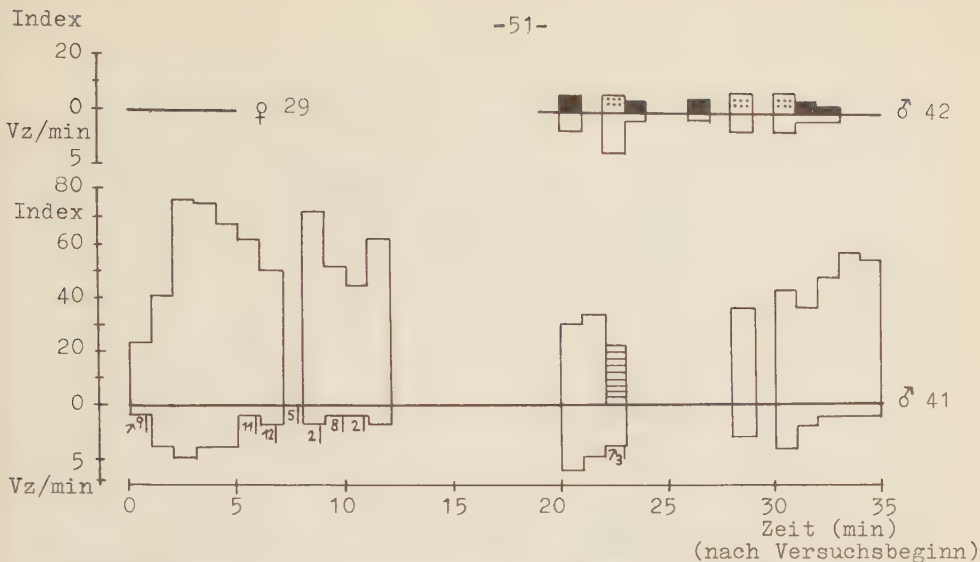


Abb.20: Gesang des Männchens Nr.41(14 Tage alt) bei Wechsel der Versuchssituation (Männchen+Weibchen— Männchen allein— Männchen+ Männchen) am 14.9.56 (19,05-19,40 Uhr). Erklärung s.S.47,49

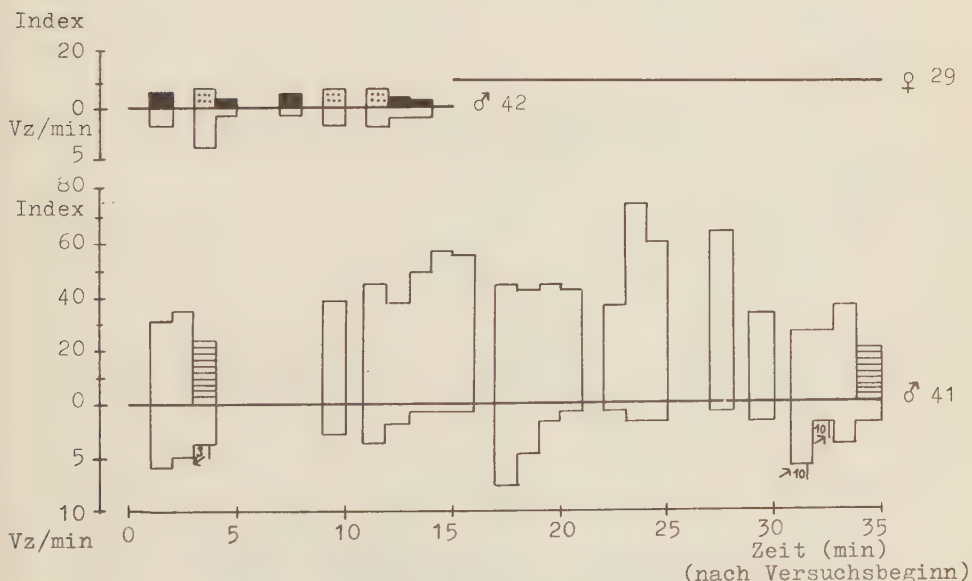


Abb.21: Gesang des Männchens Nr.41(14 Tage alt) bei Wechsel der Versuchssituation (Männchen+Männchen— Männchen+Weibchen) am 14.9.56 (19,25-20,00 Uhr). Erklärung s.S.47,49

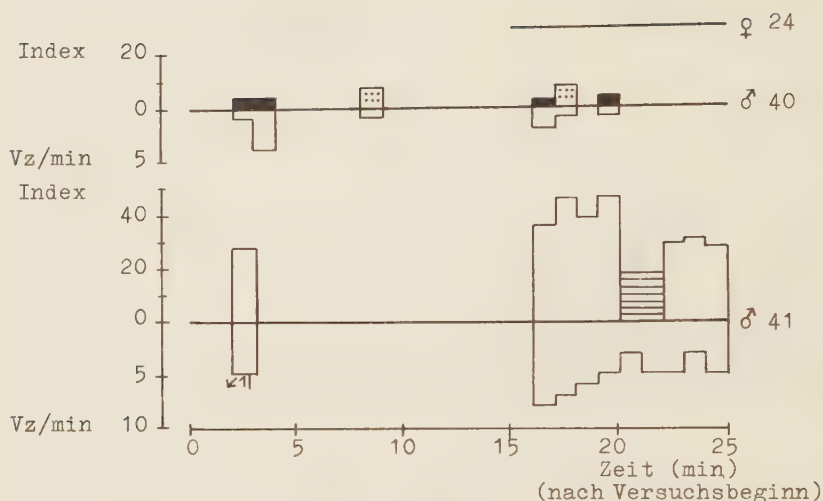


Abb. 22: Gesang des Männchens Nr. 41 (12 Tage alt) bei Wechsel der Versuchssituation (Männchen+Männchen — Männchen+Männchen+Weibchen) am 12.9.56 (18,00-18,25 Uhr). Erklärung s.S. 47, 53

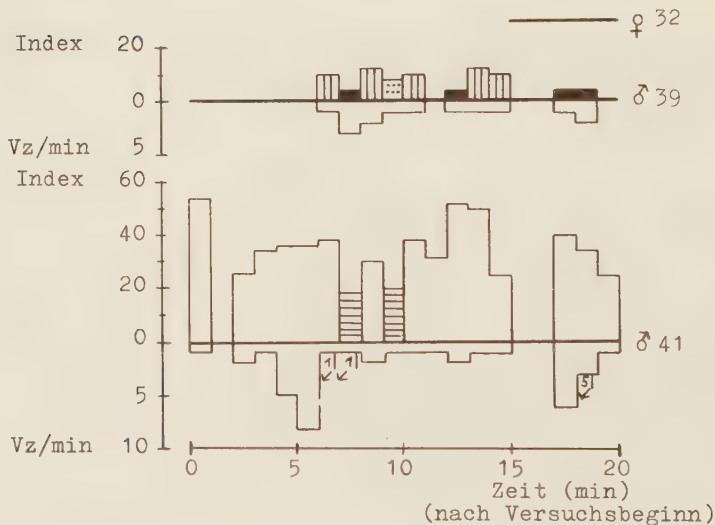


Abb. 23: Gesang des Männchens Nr. 41 (14 Tage alt) bei Wechsel der Versuchssituation (Männchen+Männchen — Männchen+Männchen+Weibchen) am 14.9.56 (20,52-21,12 Uhr). Erklärung s.S. 47, 49, 53

Wie verhält sich ein Männchen im Konflikt, wenn wir ihm gleichzeitig ein Weibchen und ein anderes Männchen als Partner geben? Die Abb.24,25 zeigen zwei Fälle, in denen ein Männchen, das vor einem Weibchen wirbt, in diese Situation gerät. Deutlich fällt der Index ab, im Beispiel der Abb.25 dürfen wir von Rivalenverhalten sprechen. Nach Wegnehmen des rivalisierenden Männchens steigt der Index wieder bis zum typischen Werbebesang an. Wie im vorhergehenden Absatz für die Rivalensituation erwähnt, kann auch in der Konfliktsituation häufig der Werbebesang fort dauern. Danach überwiegt nicht unbedingt die Rivalenstimmung im Konflikt; auch die Abb.22,23,26,27 zeigen dies nochmal. Hier setzte ich zu zwei Männchen ein Weibchen hinzu. In Abb.26,27 hat das zugesetzte Weibchen kaum einen Einfluß, die vorhergehende Rivalenstimmung bleibt im wesentlichen erhalten, während in dem Beispiel der Abb.22,23 der Rivale die Werbestimmung kaum herabsetzt.

In den folgenden Tab.19,20,21,22 habe ich alle mindestens zweimal durchgeführten Versuche mit Situationswechsel, aufgliedert nach den vier möglichen Endsituationen (s.S.47), zusammengestellt. Als Maß für die Gesangsform berechnete ich wieder die Mittelwerte der Silbenzahl pro Vers (Sz/Vers), ein Maß für das Silbentempo sind die Mittelwerte der Silbenzahl pro 10sec (Si/10sec). Diese Werte sind Standardwerten für die vier Versuchssituationen gegenübergestellt. Dabei gewann ich den Standardwert 1 (Männchen + Weibchen) aus den in Abb.6,8 aufgeführten Werten; der Standardwert 2 (Männchen allein) ist aus dem Spon-tangesang (vgl.S.25), Nr.3 (Männchen + Männchen) aus den Rivalenversuchen (S.37,38) gewonnen. Standardwert 4 (Männchen + Männchen + Weibchen) stammt aus den Versuchen, bei denen ich von dieser Versuchssituation ausging oder sie nur allein durchführte.

Tab.19 läßt keinen bemerkenswerten Unterschied sowohl in der Silbenzahl pro Vers wie in der Silbenzahl pro 10sec gegenüber dem Standard erkennen; wir finden typischen Werbebesang. Die vorhergehenden verschiedenen Versuchssituationen haben keinen Einfluß auf den Gesang der Endsituation.

Auch in der Endsituation 2 (Tab.20) finden wir in der Silbenzahl pro Vers keine wirkliche Differenz gegenüber dem Spon-tangesang. Da aber, wie am Anfang dieses Kapitels beschrieben, der Werbebesang auch nach Entfernen des Weibchens nachwirkt,

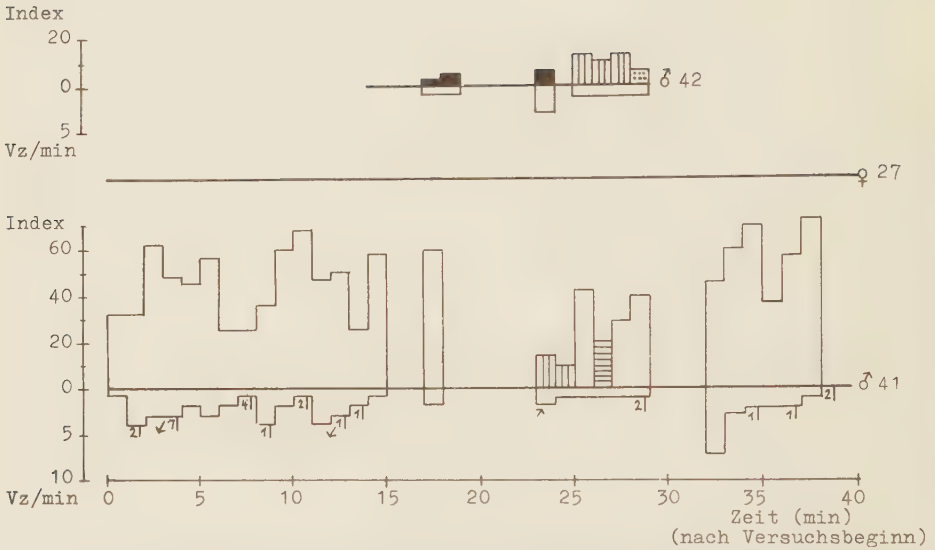


Abb.24: Gesang des Männchens Nr.41(10 Tage alt) bei Wechsel der Versuchssituation (Männchen+Weibchen— Männchen+Männchen+Weibchen— Männchen+Weibchen) am 10.9.56 (18,10-18,50 Uhr). Erklärung s.S.47,53

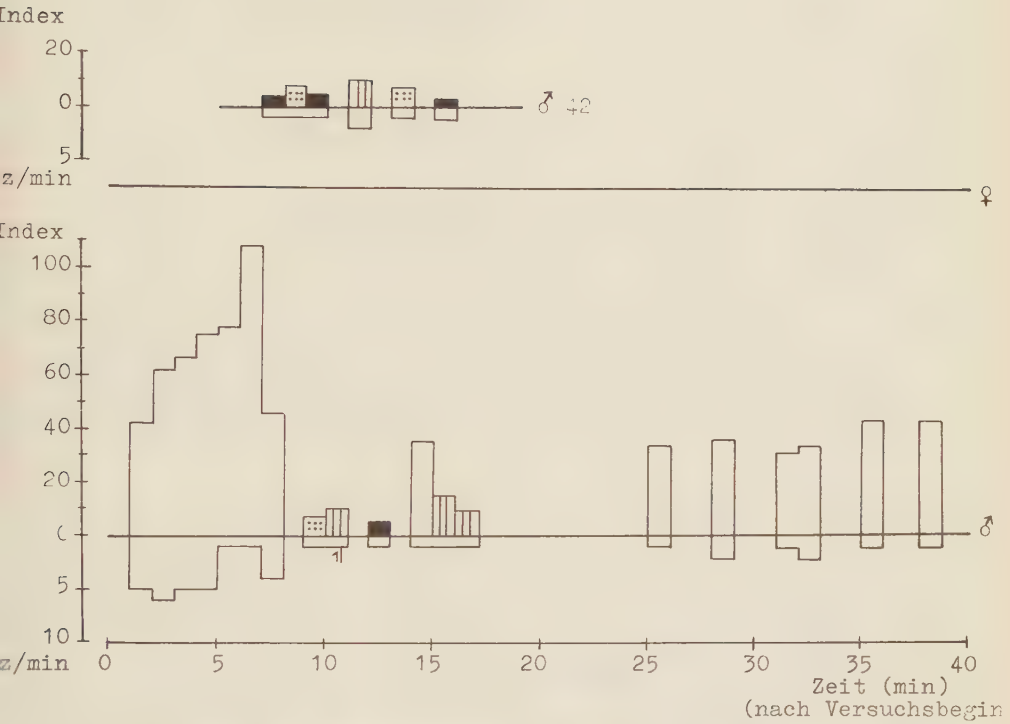
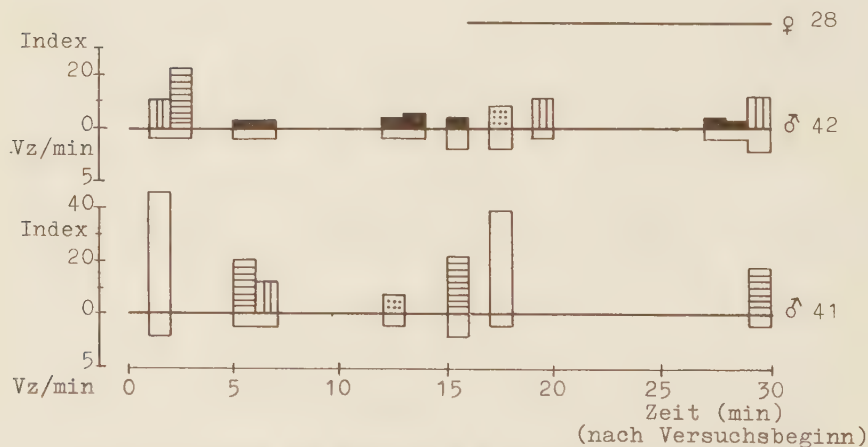
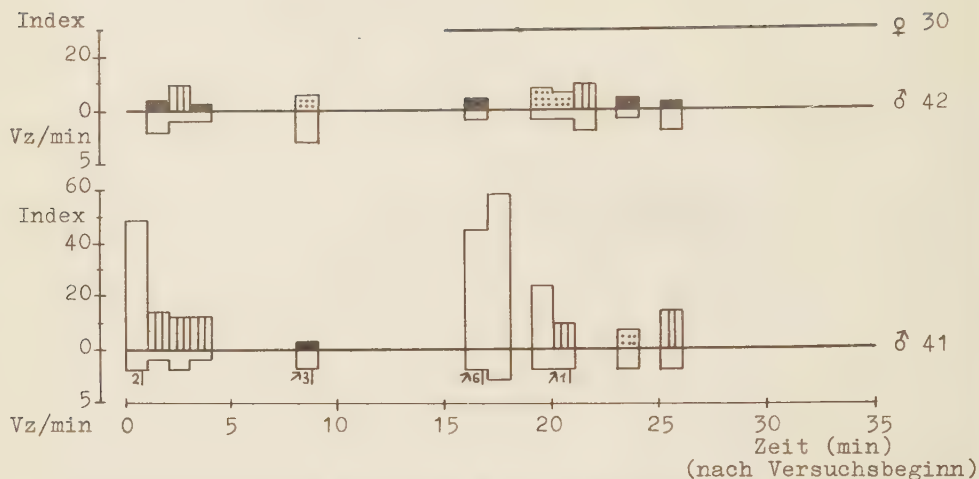


Abb.25: Gesang des Männchens Nr.41(11 Tage alt) bei Wechsel der Versuch situation (Männchen+Weibchen— Männchen+Männchen+Weibchen— Männchen Weibchen) am 11.9.56 (11,50-12,30 Uhr). Erklärung s.S.47,53



Tab.19: Lautäußerungen der Männchen bei Wechsel der Versuchssituationen (s.S.47) in der Endsituation 1 (Männchen + Weibchen). Näheres s.Text

Zahl der Männchen	Zahl der Versuche	Reihenfolge der Versuchssituationen (s.S.47)	Mittelwerte der	
			Sz/Vers	Si/10sec
87	308	1(Standard ¹))	13,9	51,2
13	18	1-2-1	14,8	46,2
	3	1-2-3-1	14,4	49,7
	8	1-2-3-4-1	14,5	53,7
	4	1-2-3-4-1-2-1	14,6	50,3
	3	1-2-1-4-1	13,0	48,1
	2	1-2-3-1-2-1	14,5	50,0

¹) Unter Standard fasse ich alle Versuche zusammen, bei denen vor dieser Situation keine andere vorausgegangen ist, die Tiere also nicht beeinflußt sein konnten. Dies gilt sinngemäß für die drei folgenden Tabellen.

Tab.20: Lautäußerungen der Männchen bei Wechsel der Versuchssituationen (s.S.47) in der Endsituation 2 (Männchen allein). Näheres s.Text

Zahl der Männchen	Zahl der Versuche	Reihenfolge der Versuchssituationen (s.S.47)	Mittelwerte der	
			Sz/Vers	Si/10sec
8	11	2(Standard)	14,4	38,9
19	51	1-2	13,9	49,7
	6	1-2-1-2	13,7	48,9
	3	1-2-3-1-2	13,2	48,8
	7	1-2-3-4-1-2	14,9	49,7

können die Lautäußerungen der Männchen in den aufgeführten Fällen in der Endsituation 2 wohl nicht als Spontangesang bezeichnet werden. Sie sind eher dem Werbegesang zuzurechnen; damit ist das größere Silbentempo gegenüber dem Bezugswert verständlich.

Weniger einheitlich ist das Gesangsverhalten des 1. Männchens in der Endsituation 3 (Tab.21). Es kommt sowohl Rivalengesang als auch Werbegesang vor, wie schon aus den Einzeldiagrammen (s.S.51,52) zu ersehen war. Merkwürdig sind die niedrigen Werte der Silbenzahl pro Vers des 2. Männchens gegenüber dem Standard. Dies läßt sich auch in Endsituation 4 (Tab.22) beobachten. Eine Erklärung für diese Tatsache kann ich nicht geben. Die Situation für die 2. Männchen unterschied sich allerdings darin, daß sie beim Standard von Anfang an mit dem 1. Männchen zusammen waren, während sie bei den Wechselversuchen erst später zugesetzt wurden.

Ähnlich verschiedenartig wie in Endsituation 3 ist das Singen der Männchen in der Konfliktsituation 4 (Tab.22). Wir finden Werbe- und Rivalengesang, auch das Silbentempo entspricht diesen Werten.

Zusammenfassung

Die Wahl des Eiablageortes wird vielleicht z.T. von der Bodenfeuchtigkeit bestimmt; bei *Ch. montanus* steht sie in Parallele zur Feuchtigkeit des natürlichen Standortes.

Zur Embryonalentwicklung ist vorübergehend tiefe Temperatur unerlässlich. Die Entwicklung von *Chorthippus montanus* verläuft wie bei den übrigen bisher beschriebenen Acridiern.

Die Differenzierung der einzelnen Gesangsformen ist etwa am 5. Tag nach der Imaginalhäutung abgeschlossen. Spontan-, Werbe- und Rivalengesang zeigen in ihren Gesangselementen (Silbenzahl pro Vers, Silbentempo) keine deutliche Abhängigkeit vom Lebensalter der Tiere, nur beim Rivalengesang ist eine Aktivitätssteigerung mit zunehmendem Lebensalter erkennbar.

Das Frequenzspektrum des Werbegesangs von *Chorthippus montanus* unterscheidet sich kaum von dem der übrigen untersuchten *Chorthippus*-arten.

Die Werbegesangsstimmung wirkt nach Entfernen des Weibchens nach.

Tab.21: Lautäußerungen der Männchen bei Wechsel der Versuchssituationen (s.S.47) in der Endsituation 3 (Männchen + Männchen). Näheres s.Text

Zahl der Männchen	Zahl der Versuche	Reihenfolge der Versuchssituationen (s.S.47)	1. Männchen		2. Männchen	
			Mittelwerte der		Mittelwerte der	
			Sz/Vers	Si/10sec	Sz/Vers	Si/10sec
31 (32) ¹⁾	78	3(Standard)	10,8	72,0	11,5	71,9
10 (10)	17	1-2-3	10,9	60,6	7,1	71,0
	4	1-2-1-2-3	15,9	46,7	5,3	88,3

¹⁾ Die Zahl der zugesetzten Männchen ist in Klammern angegeben

Tab.22: Lautäußerungen der Männchen bei Wechsel der Versuchssituationen (s.S.47) in der Endsituation 4 (Männchen + Männchen + Weibchen). Näheres s.Text

Zahl der Männchen	Zahl der Versuche	Reihenfolge der Versuchssituationen (s.S.47)	1. Männchen		2. Männchen	
			Mittelwerte der		Mittelwerte der	
			Sz/Vers	Si/10sec	Sz/Vers	Si/10sec
37 (35) ¹⁾	108	4(Standard)	10,4	65,0	11,0	64,7
	33	1-4	9,1	64,1	6,2	68,4
20 (14)	9	1-2-3-4	12,6	54,8	5,4	77,1
	8	1-2-1-4	10,3	54,2	5,7	63,3
	3	1-2-1-2-3-4	15,3	52,7	6,5	81,2

¹⁾ Die Zahl der zugesetzten Männchen ist in Klammern angegeben

Wechselt man verschiedene Versuchssituationen (Männchen + Weibchen, Männchen allein, Männchen + Männchen, Männchen + Männchen + Weibchen) laufend ab, so ergibt sich keine Änderung für den Werbegesang. Der gewöhnliche Gesang, der nach Entfernen des Weibchens zu hören ist, läßt sich in der Silbenzahl pro Vers mit dem Spontangesang vergleichen, sein Silbentempo ist jedoch grösser und entspricht dem Werbegesang.

In der Konfliktsituation (Männchen + Männchen + Weibchen) kann das 1. Männchen Werbe- oder Rivalengesang bringen; das zugesetzte Männchen antwortet mit Rivalengesang, Übergangsform und Kontaktlauten.

Wie sich immer wieder ergab, kann ein und dasselbe Männchen in der gleichen Versuchssituation Abweichungen von der zugeordneten Gesangsform zeigen; auch zwischen verschiedenen Individuen läßt sich häufig dasselbe feststellen.

Literaturverzeichnis

- BROUGHTON, W.B. Recording of stridulation; possible responsiveness of female Acrididae (Orth.) to stridulation; stridulation of *Leptophyes punctatissima* (BOSC.) (Orth. Tettigonidae). *Ent.mon.mag.* London 88, 1952.
- FABER, A. Die Bestimmung der deutschen Geradflügler (Orthopteren) nach ihren Lautäußerungen. *Z.wiss.Ins.biol.* 23, 1928.
- Ders. Chorthippus *longicornis* Latr. (=parallelus Zett.) und Chorthippus *montanus* Charp. *Zool.Anz.* 81, 1929a.
- Ders. Die Lautäußerungen der Orthopteren I. *Z.Morphol. Ökol.* 13, 1929b.
- Ders. Die Lautäußerungen der Orthopteren II. *Z.Morphol. Ökol.* 26, 1933.
- Ders. Neue Untersuchungen über die Lautäußerungen der Geradflügler (Orthopteren). *Der Biologe*, Jg. 3, 1934.
- Ders. Die Laut- und Bewegungsäußerungen der Oedipodinen. *Z.wiss.Zool.* 149, 1937.
- Ders. Eine bisher unbekannte Art der Lauterzeugung europäischer Orthopteren: Mandibellaut von *Calliptamus italicus* L. *Z.Naturf.* 4b, 1949.
- Ders. Laut- und Gebärdensprache bei Insekten (Orthoptera). I. Stuttgart, 1953.
- HARZ, K. Beobachtung von Mandibellauten bei Angehörigen der Acridinae (Orthopteroidea, Saltatoria, Caelifera). *Nachr.Bl.d.Bayer.Ent.Jg.* VI. Nr. 9, 1957.
- JACOBS, W. Beobachtungen an der Heuschrecke *Calliptamus italicus* L. *Natur u. Volk*, 79, 1949a.
- Ders. Über den Weibchengesang bei Feldheuschrecken. *Verh.d.d.zool.Ges.* Mainz, 1949d.
- Ders. Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. Beiheft 1 *z.Z.f.Tierpsych.* 1953.
- KENNEDY, J.S. A preliminary analysis of ovoposition behavior by *Locusta* (Orthoptera, Acrididae) in relation to moisture. *The royal Ent.Soc. of London*, 1949.
- KNEISSL, L. Die Lautäußerungen der Heuschrecken Bayerns. *Natur u. Offenb.* 46, 1900.
- LANDOIS, H. Die Ton- und Stimmapparate der Insekten. *Z.wiss. Zool.* 5, 1867.

- LOHER, W. Untersuchungen über den Aufbau und die Entstehung der Gesänge einiger Feldheuschreckenarten und den Einfluß von Lautzeichen auf das akustische Verhalten. Z.f.vergl.Physiol.Bd.39, 1956.
- Ders. Das Verhalten einiger Feldheuschreckenarten unmittelbar nach der Eiablage. Nachr.Bl.d.Bayer.Ent. Jg.8, Nr.10, 1959.
- LOTTERMOSER, W. Aufnahme und Analyse von Insektenlauten. Acustica, Nr.2, 1952.
- LUX, E. Biometrische und morphologische Studien an Chorthippus parallelus ZETT.(=longicornis Latr.) und montanus CHARP. unter Berücksichtigung regionaler Unterschiede. Dissertation, München, 1957.
- PÄTAU, K. Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. Biol.Zentr.Bl.63, 1943.
- PERDECK, A.C. Ervaringen met veldsprinkhanen. De levende Natur, 9, 1951.
- PIERCE, G.W. The songs of insects. Cambridge, USA, 1948.
- REGEN, J. Über die Anlockung von Gryllus campestris L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. Pflügers Arch.ges.Physiol.155, 1913.
- Ders. Über den Aufbau der Stridulationslaute der saltatoren Orthopteren. Sitz.Ber.Akad.Wiss.Wien, math.-nat.Kl.Abt.1, 139, 1930.
- RENNER, M. Analyse der Kopulationsbereitschaft des Weibchens der Feldheuschrecke Euthystira brachyptera Ocsk. in ihrer Abhängigkeit vom Zustand des Geschlechtsapparates. Z.f.Tierpsych.9, 1952.
- SMIT, C.J.B. and REYNEKE, A.L. Do nymphs of Acrididae stridulate? J.entom.Soc. South Afr.3, 1940.
- TINBERGEN, N. Instinktlehre. Berlin, 1952.
- WALOFF, N. The egg pods of british short-horned grasshoppers (Acrididae). Proc.roy.entom.soc.London, Ser.A, 25, 1950.
- WEIH, A.S. Untersuchungen über das Wechselsingen (Anaphonie) und das angeborene Lautschema einiger Feldheuschrecken. Z.f.Tierpsych.8, 1951.
- WIESMAIER, E. Beitrag zur vergleichenden Farb- und Zeichnungsanalyse bei Feldheuschrecken unter besonderer Berücksichtigung der postembryonalen Entwicklung von Euthystira brachyptera Ocsk. Dissertation, München 1953.
- WIGGLESWORTH, The principles of insect physiologie. London, 1950.

Lebenslauf

Als Tochter des Werkmeisters Konrad Kremer und seiner Ehefrau Johanna Kremer geb. Morgenroth wurde ich am 23. September 1926 in Nürnberg geboren.

Von 1932-1935 habe ich in Gelsenkirchen-Buer/Westf., von 1935-1936 in Wuppertal-Oberbarmen die Grundschule besucht. Nach Beendigung der vierten Klasse kam ich dort in die Städtische Oberschule, wo ich bis zum Jahr 1939 blieb. Von 1939 an ging ich in die Städtische Oberschule Krefeld, die ich 1944 infolge der Kriegswirren verlassen mußte. 1946 erhielt ich die Zulassung zum Studium der Naturwissenschaften an der Ludwig-Maximilians-Universität München. Da ich die achte Klasse der Oberschule nur mit einem Reifevermerk verlassen hatte, legte ich 1947 die Abschlußprüfung eines Förderungskurses an der Universität München ab. Im Verlauf des Studiums hörte ich an der Universität München sowie an der Technischen Hochschule München Vorlesungen in folgenden Disziplinen: Zoologie, Botanik, Chemie, Physik, Geographie, Bakteriologie und Philosophie. 1953 stellte mir Prof. Dr. W. Jacobs (Zoologisches Institut der Universität München) das Thema meiner Dissertationsarbeit zur Verfügung.

